

DEU  
2336

HARVARD UNIVERSITY.



LIBRARY

OF THE

MUSEUM OF COMPARATIVE ZOÖLOGY.

12755

Bought.

October 22, 1909.















001 22 1009  
12755

Verhandlungen  
der  
Deutschen Zoologischen Gesellschaft

auf  
der neunzehnten Jahresversammlung

zu  
Frankfurt a. M., den 1. bis 3. Juni 1909

Im Auftrage der Gesellschaft herausgegeben

von  
**Prof. Dr. E. Korschelt**  
Schriftführer der Gesellschaft

Mit 92 Figuren im Text und 5 Tafeln

---

**Leipzig**

Verlag von Wilhelm Engelmann  
1909

A

**:: VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG ::**

---

*Soeben ist erschienen:*

**Gegenbaurs**  
**Lehrbuch**  
der  
**Anatomie des Menschen**

Achte, umgearbeitete und vermehrte Auflage

von

**M. Fürbringer**

o. ö. Professor der Anatomie und Direktor der  
Anatomischen Anstalt der Universität Heidelberg

== In drei Bänden ==

Erster Band

Mit 276 zum Teil farbigen Textfiguren

44 Bogen gr. 8. Geheftet M 18.—; in Halbfranz geb. M 20.50.

*Der II. Band befindet sich im Druck und erscheint voraussichtlich im Herbst 1909.*

*Der dritte Band soll so rasch als möglich folgen.*

---

**Geschichte**  
**der biologischen Theorien**

von

**Dr. Em. Rádl**

I. Teil: Geschichte der biologischen Theorien seit  
dem Ende des XVII. Jahrhunderts

20 $\frac{1}{2}$  Bogen. 8. Geh. M 7.—

II. Teil: Geschichte der Entwicklungstheorien  
in der Biologie des XIX. Jahrhunderts

38 $\frac{1}{2}$  Bogen. 8. M 16.—



OCT 22 1909

Verhandlungen  
der  
Deutschen Zoologischen Gesellschaft  
auf  
der neunzehnten Jahresversammlung  
zu  
Frankfurt a. M., den 1. bis 3. Juni 1909

Im Auftrage der Gesellschaft herausgegeben

von

**Prof. Dr. E. Korschelt**

Schriftführer der Gesellschaft

Mit 92 Figuren im Text und 5 Tafeln

*A*

**Leipzig**

Verlag von Wilhelm Engelmann

1909

1  
26/7  
7-2

Stoll mit 7

Verhandlungen  
der  
Deutschen Zoologischen Gesellschaft  
in Bonn  
am 26. Juli 1907

Frankfurt a. M., den 2. Juli 1907

Alle Rechte vorbehalten.

Im Auftrag der Gesellschaft Dr. Korschelt

Prof. Dr. E. Korschelt

Verlag von W. H. R. G. Fischer

Frankfurt a. M.  
1907



## Inhaltsverzeichnis.

Teilnehmer . . . . .	Seite 5
Tagesordnung . . . . .	6

### Erste Sitzung.

Eröffnung der Versammlung . . . . .	8
Begrüßung durch den 1. Direktor der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft . . . . .	9
Geschäftsbericht des Schriftführers . . . . .	15
Wahl der Revisoren . . . . .	17
Arnold Lang (Zürich): Über Vererbungsversuche. (Mit Tafel I und II und 3 Figuren im Text) . . . . .	17
Geschäftliche Mitteilungen . . . . .	84
F. Richters (Frankfurt a. M.): Marine Tardigraden (Mit Tafel III und 11 Figuren im Text) . . . . .	84

### Zweite Sitzung.

Demonstrationen: A. Lang: Vererbungsversuche. . . . .	95
F. Richters: Marine Tardigraden. . . . .	95
W. Alt: Stigmen von Dytiscus . . . . .	95
Heymons (Berlin): Eine Plazenta bei einem Insekt (Hemimerus). (Mit 3 Figuren im Text) . . . . .	97

### Dritte Sitzung.

Wahl des nächstjährigen Versammlungsortes . . . . .	107
Beratung über die Vorstandswahl . . . . .	108
Bericht des Herausgebers des »Tierreiches«, Prof. F. E. Schulze (Berlin) .	109
R. Woltereck (Leipzig): Weitere experimentelle Untersuchungen über Art- veränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. (Mit 18 Figuren im Text). . . . .	110
J. Meisenheimer (Marburg): Die Flügelregeneration bei Schmetterlingen. (Mit Tafel IV und 2 Figuren im Text.) . . . . .	174
O. Maas (München): Zur Entwicklung der Tetractinelliden. (Mit 11 Figuren im Text). . . . .	183
H. Lohmann (Kiel): Die Gehäuse und Gallertblasen der Appendicularien und ihre Bedeutung für die Erforschung des Lebens im Meer. (Mit 6 Figuren im Text) . . . . .	200

	Seite
H. Simroth (Leipzig): Über den Ursprung des Liebespfeiles. (Mit 9 Figuren im Text) . . . . .	239
Demonstrationen: Haecker (Stuttgart): Biologische Wandtafeln . . . . .	251
Hasper (Marburg): Polzellen und Keimdrüse bei <i>Chironomus</i> . . . . .	251
Assmuth: Termophile Dipteren. . . . .	251
Simroth, Meisenheimer, Richters . . . . .	252

#### Vierte Sitzung.

Demonstrationen: Kobelt (Schwanheim): Mitteleuropäische Flußfaunen . .	252
Wilhelmi (Zürich): Biologie der Seetricladen . . . . .	253
Lohmann, Vanhöffen, Harms . . . . .	254
V. Haecker (Stuttgart): Radiolarien-Studien . . . . .	254
H. Jordan (Tübingen): Die Phylogenese der Filtervorrichtungen im Pylorus-magen der Malacostraca. (Mit 7 Figuren im Text) . . . . .	255

#### Fünfte Sitzung.

Bericht der Rechnungsrevisoren. . . . .	267
J. Wilhelmi (Zürich): Zur Biologie der Seetricladen . . . . .	267
V. H. Langhans (Prag): Über experimentelle Untersuchungen zu Fragen der Fortpflanzung, Variation und Vererbung bei Daphniden. . . . .	281
E. Bresslau (Straßburg, Els.): Farbige Tieraufnahmen . . . . .	291
E. Martini (Rostock): Über Eutolie und Neotenie. . . . .	292
E. Martini (Rostock): Über die Segmentierung des Appendicularien-schwanzes. (Mit 7 Figuren im Text) . . . . .	300
W. Harms (Bonn): Über den Einfluß des Hungers auf die Wirbelsäule der Tritonen. . . . .	307
P. Steinmann (Basel): Doppelbildung bei Planarien. . . . .	312
E. Bresslau (Straßburg, Els.): Die Entwicklung der Acoelen. (Mit Tafel V) .	314
V. Franz (Helgoland): Versuch einer biologischen Würdigung des Vogel-anges. (Mit 2 Figuren im Text) . . . . .	324
A. Borgert (Bonn): Über fettige Degeneration bei Radiolarien, mit Demonstrationen. (Mit 13 Figuren im Text) . . . . .	336
Demonstrationen: Goldschmidt (München): Eischale, Dotterzellen und Hüllmembran der Trematoden . . . . .	345
Steinmann (Basel): Künstliche Doppelbildungen an Planarien . . . . .	345
Borgert (Bonn): Fettige Degeneration bei Radiolarien . . . . .	345
C. Richters (Marburg): Zur Organogenese bei der Regeneration von <i>Linckia</i> . . . . .	346
H. Leyboldt (Marburg): Transplantationsversuche an Lumbriciden . . . . .	346
Schluß der Versammlung. . . . .	348

#### Anhang.

Statuten der Deutschen Zoologischen Gesellschaft . . . . .	349
Verzeichnis der Mitglieder . . . . .	353

### Anwesende.

Mitglieder: P. J. ASSMUTH (Bombay), Dr. BALSS (München), Professor Dr. BORGERT (Bonn), Dr. C. BÖRNER (St. Julien bei Metz), Prof. BOVERI (Würzburg), Prof. BRAUER (Berlin), Dr. BRESSLAU (Straßburg), Dr. BRÜEL (Halle S.), Prof. BÜTSCHLI (Heidelberg), Prof. CHUN (Leipzig), Dr. DEMOLL (Gießen), Dr. DINGLER (Würzburg), Prof. DÖDERLEIN (Straßburg), Prof. ECKSTEIN (Eberswalde), Dr. FRANZ (Helgoland), Dr. H. GLAUE (Marburg), Dr. GOLDTSCHMIDT (München), Prof. L. VON GRAFF (Graz), Dr. G. HAGMANN (Bischweiler), Dr. HARMS (Bonn), Prof. HAECKER (Stuttgart), Dr. HERMES (Berlin), Prof. VON HEYDEN (Frankfurt a. M.), Prof. HEYMONS (Berlin), Dr. HILGER (Essen), Dr. W. HOYLE (Cardiff), Prof. HOFER (München), Dr. HOFFMANN (Göttingen), Dr. JAPHA (Tübingen), Dr. JORDAN (Tübingen), Dr. KLINKHARDT (Leipzig), Prof. KLUNZINGER (Stuttgart), Prof. KOBELT (Schwanheim), Prof. VON KOCH (Darmstadt), Prof. KOLLMANN (Basel), Prof. KORSCHOLT (Marburg), Dr. KÜHN (Freiburg), C. KÜNKEL (Ettlingen), Dr. LAMPERT (Stuttgart), Dr. LANGHANS (Prag), Dr. LAUTERBORN (Heidelberg-Ludwigshafen), Prof. LIST (Darmstadt), Prof. LOHMANN (Kiel), Prof. LUDWIG (Bonn), Dr. LÜHE (Königsberg), Prof. MAAS (München), Prof. MARTIN (Gießen), Dr. MARTINI (Rostock), Prof. MEISENHEIMER (Marburg), Dr. MERTON (Frankfurt a. M.), Prof. METZGER (Hann. Münden), E. NÄGELE (Stuttgart), Dr. PAPPENHEIM (Berlin), H. PRELL (Loschwitz-Dresden), Prof. RHUMBLER (Hann. Münden), Prof. RICHTERS (Frankfurt a. M.), Dr. ROUX (Basel), Prof. SCHMEIL (Wiesbaden), Dr. SCHMIDT (Bonn), Dr. SCHRÖDER (Heidelberg), Dr. SCHWANGART (Neustadt), SCHUCKMANN (Gießen), Prof. SPENGEL (Gießen), Dr. STEINMANN (Basel), Dr. STROHL (Zürich), Dr. TEICHMANN (Frankfurt a. M.), Dr. THIELE (Berlin), Dr. E. THORSCH (Prag), Dr. C. TÖNNIGES (Marburg), Prof. VANHÖFFEN (Berlin), Dr. VERSLUYS (Gießen), Dr. WEBER (Kassel), Dr. WILHELMI (Zürich), F. W. WINTER (Frankfurt a. M.), Prof. WOLTERECK (Gautzsch-Leipzig), Dr. ZARNIK (Würzburg), ZIEGLER (Jena), Prof. ZSCHOKKE (Basel), Dr. ZUGMAYER (München).



Gäste: W. ALT (Marburg), L. M. ANDRÉ (Marburg), Dr. APPELLÖF (Bergen), C. R. BOETTGER (Frankfurt a. M.), E. CNYRIM (Frankfurt a. M.), Dr. DREVERMANN (Frankfurt a. M.), Prof. EDINGER (Frankfurt a. M.), R. ENGELAND (Marburg), E. FELLNER (Frankfurt a. M.), K. FISCHER (Frankfurt a. M.), FLÖRSHEIM (Frankfurt a. M.), Direktor FRANCK (Frankfurt a. M.), Dr. FRIEDRICH (Frankfurt a. M.), Dr. FRIES (Frankfurt a. M.), C. FRITSCH (Marburg), Dr. GUNNING (Pretoria), F. HAAS (Heidelberg), Dr. HAASE (Frankfurt a. M.), M. HASPER (Marburg), Dr. B. HEFFNER (Frankfurt a. M.), Dr. J. HENNEKE (Breslau), Dr. H. HEYMONS (Berlin), R. HOCHREUTHER (Marburg), W. KAUFMANN (Marburg), W. KOELITZ (Marburg), Dr. L. KINKELIN (Frankfurt a. M.), Dr. LEYPOLDT (Marburg), Dr. LÖFFLER (Frankfurt a. M.), H. LOMB (WETZLAR), MAAS (München), MAIER (Frankfurt a. M.), Prof. MARX (Frankfurt a. M.), MIRATZKY (Marburg), Prof. MÖBIUS (Frankfurt a. M.), Frau VON MOELLENDORFF (Frankfurt a. M.), W. VON MOELLENDORFF (Frankfurt a. M.), M. H. MÜLBERGER (Stuttgart), Dr. NASSAUER (Frankfurt a. M.), GG. A. NOLL (Frankfurt a. M.), EDMUND OBERLE (Marburg), Dr. PAEHLER (Frankfurt a. M.), M. PLAUT (Marburg), E. PFAFF (Frankfurt a. M.), C. RICHTERS (Marburg), A. ROEDIGER (Frankfurt a. M.), San.-Rat Dr. ROEDIGER (Frankfurt a. M.), RUNGIUS (Marburg), Dr. SACK (Frankfurt a. M.), Dr. SAMSON (Berlin), E. SCHWARZ (Frankfurt a. M.), Dr. SCHWARTZE (Frankfurt a. M.), Dr. SCHMIDT (Jena), SCHÜSSLER (Frankfurt a. M.), Frau SONDHEIM (Frankfurt a. M.), M. SONDHEIM (Frankfurt a. M.), Dr. SPROESSER (Stuttgart), Prof. WACHSMUTH (Frankfurt a. M.), Dr. WAHL (Frankfurt a. M.), E. WASSERLOOS (Marburg), W. WEGE (Marburg), Dr. E. WIDMANN (Heidelberg), Frau WINTER- VON MOELLENDORFF (Frankfurt a. M.), Frau WOLTERECK (Gautzsch-Leipzig).

### Tagesordnung.

Montag, den 31. Mai, abends 6 Uhr: Vorstandssitzung.

Abends 8 Uhr: Begrüßung und gesellige Zusammenkunft der Teilnehmer im Steinernen Haus, Braubachstraße.

Dienstag, den 1. Juni, 9—12 Uhr: Eröffnungssitzung im großen Hörsaal des Museums der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft.

- 1) Eröffnung der Versammlung durch den Vorsitzenden, Herrn Prof. L. v. GRAFF. — Zum Gedächtnis CHARLES DARWINS.
- 2) Begrüßungsrede des 1. Vorsitzenden der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft, Herrn Dr. ROEDIGER.
- 3) Bericht des Schriftführers.

4) Referat von Prof. Dr. A. LANG (Zürich): »Über Vererbungsversuche«.

12—1 Uhr: Besichtigung des Senckenbergischen Museums.

Nachmittags 3—5 $\frac{1}{2}$  Uhr: Zweite Sitzung.

Demonstrationen und Vorträge der Herren MERTON und HEYMONS.

Nachher Besichtigung des Palmengartens unter Führung des Königlichen Gartenbaudirektors, Herrn A. SIEBERT.

Im Anschluß daran gemütliches Beisammensein im Palmengarten.

Mittwoch, den 2. Juni, 9—1 Uhr: Dritte Sitzung.

1) Geschäftliche Mitteilung.

2) Wahl des nächsten Versammlungsortes.

3) Provisor. Vorstandswahl und Beratung des Wahlmodus.

4) Bericht des Herausgebers des »Tierreichs«, Herrn Prof. F. E. SCHULZE, Berlin.

5) Vorträge der Herren WOLTERECK, GOLDSCHMIDT, MEISENHEIMER, MAAS, LOHMANN und SIMROTH.

Nachmittags 3—5 Uhr: Vierte Sitzung.

Demonstrationen und Vorträge der Herren HAECKER und JORDAN.

Um 5 Uhr Besuch der lithographischen Anstalt von WERNER und WINTER.

Donnerstag, den 3. Juni, 9—1 Uhr: Fünfte Sitzung.

1) Bericht der Rechnungsrevisoren.

2) Vorträge der Herren WILHELMI, CHUN, LANGHANS, BRESSLAU, MARTINI, HARMS, STEINMANN, FRANZ und BORGERT.

Nachmittags 3—4 Uhr: Demonstrationen.

4 $\frac{1}{2}$  Uhr: Besichtigung des Zoologischen Gartens unter Führung des Direktors, Herrn Dr. K. PRIEMEL.

6 Uhr: Gemeinsames Mittagessen im kleinen Saal des Zoologischen Gartens.

Freitag, den 4. Juni: Vormittags Fahrt nach Cronberg und Wanderung über den Altkönig nach der Saalburg.

Nachmittags Fahrt nach Homburg, Besichtigung der Saalburg und des neuen Saalburgmuseums unter Führung des Herrn Geh. Baurates Prof. JAKOBI.

## Erste Sitzung.

Dienstag, den 1. Juni, 9—1 $\frac{1}{2}$  Uhr.

Der Vorsitzende, Herr Prof. L. v. GRAFF eröffnet die Versammlung mit folgender Ansprache:

Meine Herren! Ich eröffne hiermit die Versammlung. Ehe wir in die wissenschaftlichen Verhandlungen der heurigen Tagung eintreten, muß ich als Vorsitzender nach zwei Richtungen der Empfindung Ausdruck verleihen, mit der gewiß alle Anwesenden in diese XIX. Tagung unsrer D. Z. G. eintreten.

Dieser Tagung war von uns allen mit besonderer Freude entgegen gesehen worden. Ist doch Frankfurt die Geburtsstätte unserer Gesellschaft und wußten wir doch, daß unsere, um die Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft gescharten Freunde alles tun würden, sie in jeder Beziehung ersprießlich und erfreulich zu gestalten. Und müssen wir nicht vor allem andern des lieben Freundes — sein Name schwebt auf Ihren Lippen — gedenken, der am lebhaftesten und herzlichsten diesen Augenblick vorbereitete und ihn nicht erleben durfte? Mit tiefem Schmerze vermissen wir ihn hier, unsern lieben und verehrten Fachgenossen und Freund FRITZ RÖMER, und senden in sein frühes Grab den innigsten Dank der D. Z. G., der er allzeit ein treues und hochgeschätztes Mitglied gewesen! (Erheben von den Sitzen.)

Aber dieses Jahr hat für die Geschichte unserer Wissenschaft noch eine andere besondere Bedeutung, derer ich gedenken muß. Am 12. Februar waren es 100 Jahre, seit CHARLES ROBERT DARWIN geboren wurde und am 24. November werden es 50 sein, seit er die Welt mit seinem Hauptwerke »The Origin of Species by means of Natural Selection« beschenkte. Ihnen meine Herren brauche ich nicht den Inhalt dieses Werkes darzulegen, das mit seiner, aus der Tiefe gewissenhaftester Beobachtung geschöpften Neubegründung der Descendenztheorie nicht bloß eine neue Epoche der Naturgeschichte inaugurierte, sondern auch alle andern Gebiete menschlichen Wissens befruchtete. Wie breit das Fundament von Tatsachen ist, auf welchem der Grundpfeiler der DARWINSchen Theorie, das Prin-



zip der natürlichen Zuchtwahl ruht, und wie unmittelbar diese Theorie aus der Beobachtung herauswuchs, kann ermessen, wer sich vergegenwärtigt, welche beispiellose Anregung sie der Zoologie und Botanik auf allen ihren Gebieten gegeben hat. Denn es wird uns niemand der Übertreibung zeihen können, wenn wir sagen, daß in diesem letzten halben Jahrhundert die Biologie — dieses Wort in weitestem Sinne genommen — größere Fortschritte gemacht hat, als in der ganzen langen Zeit von ARISTOTELES bis DARWIN. Wie haben sich seither die Forschungsprobleme vervielfacht und vertieft, wie groß wurde mit einem Male die Zahl der Mitarbeiter, die sich, angezogen von dem weiten Ausblick, den der von DARWIN eröffnete neue Weg darbot, in den Dienst der Tier- und Pflanzenkunde stellten!

Nirgends wurde die DARWINSche Lehre freudiger begrüßt, als in Deutschland. Und wenn auch hier mehr als anderswo ein gut Teil dieser Begeisterung der spekulativen Ausgestaltung der, durch DARWIN besser als je zuvor begründeten, Entwicklungslehre zu einer neuen Weltanschauung zugute kam, so können wir doch mit Genugtuung auf die Fülle der dazu von deutschen Zoologen geleisteten wissenschaftlichen Arbeit hinweisen. Und der logische Ausbau des »Darwinismus« bis in seine letzten Konsequenzen sowie die praktische und theoretische Untersuchung seiner Voraussetzungen, der Vererbung und Anpassung, ist in erster Linie geknüpft an die Namen zweier deutscher Forscher: ERNST HAECKEL und AUGUST WEISMANN.

Möchten auch unsere und unserer Schüler Arbeiten immermehr, dem Beispiele DARWINS folgend, ihre Verallgemeinerungen auf den festen Grund vorurteilsloser und genauer Beobachtung stellen — wir werden uns damit wert erweisen des Glückes, im Jahrhundert DARWINS gelebt und gelernt zu haben.

---

Hierauf folgte die Begrüßungsrede des Herrn Sanitätsrat Dr. E. ROEDIGER, Direktor der Senckenbergischen Gesellschaft.

Sehr geehrte Herren! Die Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft entbietet durch mich den Mitgliedern der Deutschen Zoologischen Gesellschaft einen herzlichen Willkommensgruß bei Beginn Ihrer Tagung in unserer Stadt, der Wiege Ihrer Gesellschaft, und in dem neuen Heim der unsrigen, die mit Begeisterung an Ihrer Gründung und Ihrem weitem Aufschwung Teil genommen hat.

In das Gefühl der hohen Ehre und Freude Sie bei uns begrüßen zu dürfen, mischt sich Wehmut und herber Schmerz, darüber, daß ein Mann nicht mehr unter uns weilt, dem Ihre diesjährige Versammlung ein Ehrentag hätte werden sollen, FRITZ RÖMER, der ausgezeichnete wissenschaftliche Direktor unseres Museums, unser

verewigter Freund. Welche Befriedigung hätte es ihm gewährt, den kritischen Augen der Meister der Wissenschaft seine Schöpfungen vorzuführen und seine Absichten für den Weiterausbau der Schausammlungen und der andern Einrichtungen unseres Museums Ihnen zu unterbreiten. Ein unverständliches Schicksal hat ihn zu frühe uns und der Wissenschaft entrissen. Mit uns teilen Sie den tiefen Schmerz um seinen Heimgang und mit uns wird die Deutsche Zoologische Gesellschaft dem selten begabten, pflichttreuen und liebenswürdigen Gelehrten und Menschen ein anerkennendes und freundliches Gedenken bewahren.

Das neue Museum unserer Gesellschaft, in seiner inneren Gestaltung und Einrichtung wesentlich das Werk RÖMERS, ist eines der jüngsten in Deutschland, aber in seinen Anfängen, wenn wir von den Universitätsinstituten und staatlichen Anstalten absehen, eines der ältesten, in unserm Vaterlande.

Von einer Pflege der Naturwissenschaften in frühern Jahrhunderten in unserer Stadt ist nicht viel mehr zu sagen als von andern Städten. Auch hier gab es Liebhaber und Gründer von mehr oder weniger bedeutenden Naturalienkabinetten, von denen Nichts mehr erhalten ist. Aus alten Zeiten bewahren wir nur die illustrierte Geschichte der europäischen Insekten von der Hand der Künstlerin MARIA SYBILLE MERIAN, der Tochter des bekannten MATHÄUS MERIAN, des ältern, und ein Herbar des Pfarrers JOHANN DANIEL WALDSCHMIDT, beide aus der zweiten Hälfte des 17. Jahrhunderts, welche hier aufliegen. Erst durch die großartige Stiftung von JOHANN CHRISTIAN SENCKENBERG wurde der wissenschaftlichen Forschung hier eine dauernde Heimstätte bereitet. SENCKENBERG, ein angesehener wohlhabender Arzt, errichtete im Jahre 1763 eine Stiftung, der er seine ganze Habe vermachte, und die er im Laufe der nächsten 10 Jahre selbst ausgestaltete. Auf einem großen Grundstück am Eschenheimer Thor errichtete er das Bürgerhospital, einen botanischen Garten, ein anatomisches Institut, eine Bibliothek, ein chemisches Laboratorium, nebst naturwissenschaftlichen Sammlungen. Er bestimmte, daß von den Zinsen seines Vermögens ein Drittel für die Zwecke des Hospitales, zwei Drittel für die wissenschaftlichen Institute verwendet werden sollten. Denn — sagte er — »Wenn der Tod mich überraschen sollte, ehe mein Werk ganz vollendet ist, wird das Krankenhaus dabei nicht leiden, aber desto eher möchte man vergessen, daß ich der Wissenschaft hier einen Tempel gründen wollte«. Was SENCKENBERG in weiser Voraussicht verhüten wollte, trat doch ein. Bei seinem Tode 1773 war das Bürgerhospital noch nicht vollendet. Das medizinische Institut



mußte für Jahre hinaus auf seine Einkünfte zugunsten des Hospitalbaues und der Einrichtungen verzichten. Dann kamen die langen und schweren Kriegszeiten. Die wiederholten ungeheuern Kriegskontributionen, welche an Frankreich zu zahlen waren, an denen sich die SENCKENBERGISCHE Stiftung mit über 35000 Gulden beteiligen mußte, lasteten schwer auf Frankfurts Bürgerschaft. Für eine Unterstützung wissenschaftlicher Bestrebungen war weder Geld noch Sinn vorhanden. 1812 machte der damalige Fürst PRIMAS, der Großherzog von Frankfurt, den Versuch auf Grund der SENCKENBERGischen Stiftung eine medizinisch-chirurgische Spezialschule zu gründen, aber schon nach dreivierteljährigem Bestehen hörte sie mit der Aufhebung des Großherzogtums Frankfurt auf zu sein.

Im folgenden Jahre kommt GOETHE nach seiner Vaterstadt. In seinen Kunstschatzen am Rhein, Main und Neckar schildert er die Lage der SENCKENBERGischen Stiftung. Das Bürgerhospital, ein palastähnliches Gebäude, sei in seinem Bestehen durch ein bedeutendes Vermögen gesichert, dagegen sei das medizinische Institut gegenwärtig so arm, daß es nicht das geringste Bedürfnis aus eignen Mitteln bestreiten könne. Die Bibliothek sei vortrefflich, sie würde geordnet, fortgesetzt und zum Gebrauche eröffnet, der Stadtbibliothek ein bedeutendes Fach ersparen. Er schildert die Sammlungen, unter denen die Petrefakten alle Erwartungen überträfen, den großen botanischen Garten, das chemische Laboratorium, das anatomische Theater. Auf's Tiefste beklagt er die überall fehlenden Mittel und fügt goldene Worte hinzu über den Wert eines Lehrstuhls der Physik und Chemie für eine Handelsstadt wie Frankfurt. Mit prophetischem Blick sieht er voraus, wie durch regelmäßige Vorlesungen mancher gebildete Einwohner einen seiner höchsten Wünsche glücklich erfüllt sieht, und schildert die Wirkung auf Ärzte und Pharmazeuten. Er preist die Quellen des Reichtums für wichtige Fabrikunternehmungen, die durch diese Institute eröffnet würden. Am höchsten aber stellt er den Einfluß auf die wahre Geisteserhebung. Zum Schluß empfiehlt er auf das Eindringlichste die Mittel zur Abhilfe bereit zu stellen und meint: daß einer freien Stadt ein freier Sinn gezieme und daß man bei einem erneuten Dasein, um die Spuren ungeheurer Übel auszulöschen, sich vor allen Dingen von veralteten Vorurteilen zu befreien habe. »Es geziemt Frankfurt von allen Seiten zu glänzen und nach allen Seiten hin tätig zu sein.« Freilich gehöre theoretische Betrachtung und wissenschaftliche Bildung den Universitäten vorzüglich an; aber nicht ausschließlich gehört sie ihnen und Einsicht ist überall willkommen. —

Wie ein Zauber haben GOETHES Worte schöpferisch gewirkt; in

gleicher Weise wirken sie bis auf den heutigen Tag fort. GOETHE'S prophetischer Ruf ging in Erfüllung.

Am Senckenbergischen anatomischen Institute wirkte damals PHILLIP JAKOB CRETZSCHMAR als Lehrer. Von ihm ging der Anstoß zur Bildung der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft aus. Ihm galt zunächst die naturwissenschaftliche Ausbildung des Arztes als Hauptzweck. Er hatte bereits zahlreiche Präparate verfertigt, eine zoologisch-zootomische Sammlung angelegt und ein Mineralienkabinett gegründet. Aber die Mittel der Stiftung reichten nicht aus, seine Ansichten zu verwirklichen. Durch GOETHE'S Worte begeistert und auf Erfolg vertrauend erließ er einen Aufruf an Frankfurts Bürgerschaft zur Gründung einer naturforschenden Gesellschaft mit der Administration der Senckenbergischen Stiftung als oberste Behörde. Sechzehn Männer, Ärzte, Beamte, Kaufleute, Handwerker, Gelehrte und Laien folgten dem Ruf und gaben oder versprachen ihre Sammlungen zu einem Museum herzugeben. Am 22. November 1817 wurde die Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft gegründet und vier Jahre später das Museum am Eschenheimer Tor bezogen, zu welchem die Stiftung den Grund und Boden und die naturwissenschaftlichen Sammlungen SENCKENBERG'S hergegeben hatte. Unmittelbar nach der Gründung trat in die Gesellschaft als Mitglied der Studiosus der Naturwissenschaften EDUARD RÜPPELL, der spätere großartige Förderer der Gesellschaft, der mit den Ergebnissen zweier mehrjähriger Reisen in Ägypten, Nubien und Abyssinien die Sammlungen der jungen Gesellschaft derart vermehrte, daß bereits im Jahre 1828 ein Erweiterungsbau nötig wurde. Nachdem RÜPPELL in Frankfurt sesshaft geworden war, förderte er auch den inneren Betrieb des Museums. Mit den großen Museen des In- und Auslandes leitete er einen Tauschverkehr von Objekten und Schriften ein, und schuf den Anfang unserer wissenschaftlichen Publikationen in dem »Museum Senckenbergianum« neben andern monographischen Arbeiten. Er verstand es von vermögenden Bürgern Geldmittel für die Zwecke der Gesellschaft zu erhalten — kurz er war für sie das, was SENCKENBERG für seine Stiftung gewesen war.

So wuchs die Gesellschaft, die durch das großartige Vermächtnis der Gräfin und des Grafen von REICHENBACH-LESSONITZ in den Jahren 1880 und 1883 finanziell sicher gestellt und durch die Zuwendungen des Herrn ALBERT VON REINACH weiter gestützt war, nach innen und außen dank einem außerordentlichen Interesse der Bürgerschaft und einer regen wissenschaftlichen Tätigkeit zahlreicher Spezialforscher, zum Teil von Weltruf, derart, daß im Anfang der 80er Jahre des vorigen Jahrhunderts die wiederholt vergrößerten Räum-



lichkeiten des Museums zu klein geworden waren. Gleichzeitig mit uns hatte der Physikalische Verein, der im Jahre 1824 aus unserer Gesellschaft sich als selbständiger Verein abgezweigt und bis zum Jahre 1883 im gleichen Hause sich mächtig entwickelt hatte, das Bedürfnis eines vergrößerten neuen Heimes. Nach langen Verhandlungen mit der Stadt Frankfurt, die zuerst eine Vergrößerung der Anstalten auf dem alten Terrain beabsichtigten, dann aber die Notwendigkeit und Zweckmäßigkeit einer Verlegung ergaben, kamen die weitsichtigen Anschauungen unseres verehrten Oberbürgermeisters Dr. ADICKES zur Geltung, der hier an dieser Stelle ein neues Zentrum für wissenschaftliche Bestrebungen schuf. Hierher kam unser neues Museum mit unserer Schwestergesellschaft dem Physikalischen Verein, der gemeinsamen Senckenbergischen Bibliothek, hinzugesellt wurde die Akademie für Sozial- und Handelswissenschaften. Genügend Raum ist reserviert für die Angliederung anderer wissenschaftlicher Anstalten, sowie für unsere eigene Vergrößerung in Zukunft. Die Pläne für die Neubauten sind gemeinsam von den Bauherren VON HOVEN und NEHER entworfen worden. Dem letztern haben wir unser prächtiges und zweckmäßiges Museum zu verdanken, das in seiner innern, noch im Beginn befindlichen Ausgestaltung vorwiegend ein Werk RÖMERS ist. Während seiner fast 9jährigen Tätigkeit bei uns begann er im alten Museum mit uns die Neubaupläne zu entwerfen, die Arbeiten für den Umzug vorzubereiten, aus den alten Beständen und mit neu zu schaffendem die neuen Sammlungen, die Schau-, die Lehr- und die wissenschaftlichen Sammlungen zu trennen und neu zu gestalten. Von den Schwierigkeiten, welche diese Arbeiten bedingten, hat nur der einen Begriff, der sie mit erlebt hat. Mit jugendlichem Eifer, mit außergewöhnlichem organisatorischem Talent hat RÖMER es verstanden dieser Schwierigkeiten Herr zu werden. Als Frucht seiner Tätigkeit sehen Sie dieses Museum, allerdings noch unvollendet, aber überall die Absichten RÖMERS verratend. Auch in bezug auf die Lehrtätigkeit hat RÖMER sich Verdienste erworben. Schon vom Beginn unseres Bestehens wurden wissenschaftliche Vorträge regelmäßig veranstaltet, und weiterhin ausgebaut, sie erfreuten sich einer regen Teilnahme der Bürgerschaft, und umfaßten alle Zweige der Naturkunde. Durch RÖMER wurden zoologische Praktika und ein Seminar für naturwissenschaftlich gebildete Lehrer hinzugefügt, um durch diese dem Unterricht in der Naturkunde auf den hiesigen Schulen Vertiefung zu verleihen.

Was die Sammlungen des Museums betrifft, so bildeten den Grundstock die von SENCKENBERG hinterlassenen Stücke, die weiterhin durch Privatsammlungen der Stifter und die großartigen von RÜPPELL

vermehrt wurden. Den Grundstock der Vogelsammlung bildet die 1818 gekaufte Sammlung von dem bekannten Ornithologen MEYER, der das Taschenbuch der deutschen Vogelkunde herausgegeben hat. Von weitem größern Erwerbungen und Zuwendungen sind KITTLITZsche Stücke und aus letzterer Zeit die Ergebnisse der Expedition unseres leider zu früh verstorbenen Freiherrn CARLO VON ERLANGER zu erwähnen. Auch die HOHMEYERSche Eiersammlung ist in unsern Besitz gelangt. Von andern Sammlungen sind zu erwähnen die ROSSMÄSSLERSche und MÖLLENDORFFSche Conchyliensammlungen, sowie die SEMPERsche Schmetterlingssammlung aus den Philippinen. Vieles wurde durch die eifrige Tätigkeit unserer Sektionäre im Tausch erworben, vieles uns durch das Interesse im Ausland lebender Landsleute geschenkt. Wertvolles ergaben die auf Kosten unserer Rüppellstiftung ausgeführten Reisen, und noch mehr wurde durch die unausgesetzten Arbeiten im eignen Hause, wie die neu angelegte vergleichend-anatomische Sammlung, geschaffen. Unsere Bibliothek, das Eigentum der Senckenbergischen Stiftungsadministration, des Physikalischen Vereins, des ärztlichen Vereins, des Vereins für Geographie und Statistik, und unserer Gesellschaft ist eine der bedeutendsten Fachbibliotheken Deutschlands. Sie besitzt über 80000 Bände rein medizinisch-naturwissenschaftlicher Literatur, darunter an 1000 periodisch erscheinenden Schriften, welche zum großen Teil im Tausch gegen unsere Veröffentlichungen: den seit 1869 mit kleineren Mitteilungen versehenen »Bericht« und die bis zum 30. Bande gediehenen »Abhandlungen« erworben wurden. Von den Abhandlungen erlauben wir uns den Mitgliedern der Deutschen Zoologischen Gesellschaft zwei Arbeiten: REICHENBACH, der Flußkrebs (1886); SAALMÜLLER, Schmetterlinge von Madagaskar, den ersten Teil (1884) und SAALMÜLLER und VON HEYDEN, Schmetterlinge von Madagaskar, zweiten Teil (1891), sowie KOBELTS Reiseerinnerungen aus Algier und Tunis (1885) als Gabe zu überreichen. Hinzugefügt hat Herr Doktor WOLTERSDORFF in Magdeburg drei Hefte der Blätter für Aquarien- und Terrarienkunde, enthaltend einen Aufsatz über das Aquarien- und Reptilienhaus in dem Zoologischen Garten unserer Stadt.

Meine Herren! In kürzesten Worten habe ich Ihnen eine Übersicht über die Geschichte unserer Gesellschaft und unseres Museums gegeben, von Bestrebungen, die ihr Entstehen und ihre weitere Entwicklung nicht der Fürsorge des Staates oder einer andern Verwaltung zu verdanken haben, sondern die hervorgegangen sind aus der Begeisterung für wissenschaftliche Bestrebungen in einer Stadt, deren Interessen vielleicht nach außen hin sich sonst nur auf dem



Gebiet des Handels und der Industrie zu bewegen scheinen, in der aber das Vorbild SENCKENBERGS und die Mahnungen GOETHES lebendig fortleben.

Der Herr Vorsitzende spricht dem 1. Direktor der Senckenbergischen Gesellschaft, Herrn Sanitätsrat Dr. RÖDIGER für die freundlichen Worte der Begrüßung, sowie für die von der Senckenbergischen Gesellschaft den Mitgliedern der Zoologischen Gesellschaft in so liberaler Weise dargebotenen wertvollen Werke und Schriften herzlichen Dank aus und erteilt das Wort zum

### **Geschäftsbericht des Schriftführers.**

Vom 9. bis 11. Juni wurde in Stuttgart unter Leitung des Vorsitzenden Herrn Hofrat Prof. Dr. L. VON GRAFF, sowie unter Beteiligung von 57 Mitgliedern und 37 Gästen die 18. Jahresversammlung abgehalten. Der Bericht über die Verhandlungen im Umfange von 251 Seiten mit 2 Tafeln konnte rechtzeitig ausgegeben werden. Auch diesmal wird an die Herren Vortragenden die dringende Bitte gerichtet, die Berichte über ihre Vorträge bestimmungsgemäß noch während der Versammlung oder doch nicht später als 14 Tage nach deren Schluß abzuliefern, damit die »Verhandlungen« wenn irgend möglich noch vor Beginn der großen Ferien fertig gedruckt und ausgegeben werden können. Manuskripte, die später als 14 Tage nach Schluß der Versammlung einlaufen, brauchen nach Bestimmung der Statuten nicht mehr aufgenommen zu werden.

Bei Ausgabe der »Verhandlungen« zählte die Gesellschaft 276 Mitglieder (gegenüber 275 Mitglieder im vergangenen und 260 im vorhergehenden Jahre). Durch Austritt und besonders durch Tod hatte die Gesellschaft eine unverhältnismäßig große Zahl (nämlich 5 und 8, im ganzen 13) Mitglieder verloren, doch ist deren Zahl durch Eintritt von 12 neuen Mitgliedern im vergangenen und 18 in diesem Jahre jetzt auf 290 gestiegen.

Durch den Tod verlor die Gesellschaft in diesem Jahre 1 Mitglied und zwar hat es das Schicksal gewollt, daß es gerade der Mann sein mußte, der uns im Auftrag unserer liebenswürdigen Gastgeberin, der Senckenbergischen Gesellschaft, hierher geladen hat, um uns nach Vollendung ihres prachtvollen Museums sein so ausgezeichnet gelungenes Werk vorzuführen.

FRITZ RÖMER wurde am 10. April 1866 in Mörs geboren, erhielt seine Schulbildung in Herfort und studierte an den Universitäten Berlin und Jena, wo er unter HAECKELS und KÜKENTHALS Leitung seine Studien zu Ende führte, um nachher noch eine Reihe von



Jahren Assistent am Jenenser Institut zu bleiben (1889—1898). Sammelreisen führten ihn dann zu wiederholten Malen ans Meer; mit seinem, uns ebenfalls viel zu früh entrissenen treuen Freunde SCHAUDINN unternahm er 1898 die bekannte, höchst ergebnisreiche Reise nach Spitzbergen. Von der Reise zurückgekehrt war er am Berliner Zoologischen Museum tätig, siedelte aber bald von dort nach Breslau über (1899), um ebenfalls schon nach ganz kurzer Zeit seinen Frankfurter Wirkungskreis zu übernehmen. Was er seitdem hier als Kustos und Direktor für das Museum und den Unterricht geleistet, brauche ich an dieser Stätte kaum hervorzuheben, denn abgesehen davon, daß es von Männern, die seinem Wirken näher standen, schon geschehen ist und noch geschehen wird, spricht dieser großartige Bau und das, was er birgt, ganz von selbst für RÖMERS hervorragende Leistungen auf dem Gebiete der Museumskunde. Der hohen Wertschätzung, welche Sie mit Recht der Tätigkeit des für unsere Wissenschaft viel zu früh Verstorbenen zollen, dürfen wir die unsrige hinzufügen, sein tragisches Geschick aufs tiefste bedauernd, das ihn aus der Vollkraft und von der Höhe seines erfolgreichen Wirkens Ihnen und uns so früh entreißen mußte.

Im vergangenen Jahre hatte ich ausführlicher über den Anteil zu berichten, welchen die Gesellschaft durch ihre dafür gewählten Vertreter, Prof. HERTWIG und KRAEPELIN, an der Bewegung zur Förderung des biologischen Unterrichts an den Schulen genommen hat. Auch im Laufe des jetzt vergangenen Jahres hat Herr Prof. KRAEPELIN verschiedenen Kommissionsberatungen beigewohnt und würde der Gesellschaft selbst darüber berichten, wenn er nicht leider verhindert wäre, an der Versammlung teilzunehmen, doch gedenkt er es bei einer späteren Gelegenheit zu tun.

Bezüglich des Rechenschaftsberichtes ist mitzuteilen:

Einnahmen	3297.80 M.
Ausgaben	2169.30 „
Kassenvorrat	<u>1128.50 M.</u>

Hierzu kommen

Ausstehende Mitgliederbeiträge	415 M.
In deutscher Reichsanleihe angelegt	11600 „
Im Ganzen	<u>13143.50 M.</u>

Es sei hierzu bemerkt, daß infolge des Beschlusses, die Versendung der 92—95 Exemplare der Verhandlungen an andere Gesellschaften, Institute, Museen usw. künftighin zu unterlassen, der finanzielle Abschluß in den nächsten Jahren sich wesentlich günstiger gestalten wird.

Nach Bestimmung der Statuten darf ich ersuchen, zwei Revisoren zu wählen und dem Kassensführer nach Prüfung des Rechenschaftsberichts Entlastung erteilen zu wollen.

Zu Revisoren wurden gewählt die Herren Prof. HAECKER (Stuttgart) und Prof. MEISENHEIMER (Marburg).

Der Herr Vorsitzende leitet hierauf das von Herrn Prof. A. LANG zu erstattende Referat mit folgenden Worten ein:

Meine Herren! Der Vorstand der Deutschen Zoologischen Gesellschaft glaubte, daß die beste und würdigste Feier des 100. Geburtstages DARWINS darin bestände, daß zum Gegenstand des ersten Vortrages ihrer diesmaligen Tagung ein mit der DARWINSchen Theorie im engsten Zusammenhang stehendes Thema gewählt würde. So haben wir uns an den Herrn Kollegen A. LANG mit der Bitte gewendet, uns aus seinem Arbeitsgebiet einen solchen Vortrag zu halten und ich freue mich, ihm hiermit das Wort zu seinem Referat über Vererbungsversuche erteilen zu können.

### Über Vererbungsversuche<sup>1</sup>.

Von Prof. Dr. Arnold Lang (Zürich).

(Mit Tafel I und II und 3 Fig. im Text.)

Unser verehrter Vorsitzender hat in beredten Worten das Andenken des ehrwürdigen Altmeisters der biologischen Wissenschaften gefeiert. Es geziemt sich auch mir, zu Beginn meines Referates über einige der wichtigsten Resultate experimenteller Vererbungsuntersuchungen meinerseits daran zu erinnern, daß auch nach dieser Richtung DARWINS Forschertätigkeit einen Höhepunkt markiert. Kein Biologe vor und nach DARWIN hat je in so umfassender Weise nur zu wissenschaftlichen Zwecken experimentiert und keiner hat so intensiv wie er sich bemüht, die Erfahrungen der praktischen Züchter der Wissenschaft dienstbar zu machen.

Ich glaube auch, in einigem Gegensatz zu CORRENS, daß DARWIN sich MENDEL gegenüber anders verhalten hätte als NÄGELI, der in der exakten Variations- und Vererbungslehre als Zeitgenosse DARWINS neben diesem zuerst genannt werden muß. Während NÄGELI, der

<sup>1</sup> In dem mündlichen Referat hat der Vortragende, was in Anbetracht der zur Verfügung stehenden Zeit und der Ausdehnung des Stoffes wohl selbstverständlich ist, nur einige Hauptabschnitte herausgegriffen und durch zahlreiche Tafeln und Präparate erläutert. Auch das vorliegende gedruckte Referat ist unvollständig. Es soll demnächst bei andrer Gelegenheit ergänzt werden.

von MENDEL eingehend über seine Versuche informiert und auf dem Laufenden gehalten wurde, im Grunde doch wohl infolge vorgefaßter Meinungen die Bedeutung dieser Versuche nicht recht zu würdigen wußte, hätte sich DARWIN vermutlich geräuschlos an die Arbeit gemacht, MENDELS Versuche nachgeprüft und nach einer nicht zu kleinen Anzahl von Jahren die Welt mit einem Werke überrascht, das ganz gewiß MENDELS Namen schon damals berühmt gemacht hätte.

Auf DARWIN folgte eine Periode des Stillstandes, im wesentlichen nur unterbrochen durch die ausgedehnten experimentellen Schmetterlingsuntersuchungen von STANDFUSS, die aber erst gegen Ende der neunziger Jahre allgemeiner bekannt und gewürdigt wurden. Mit Recht hat man diesen Rückgang einerseits der Meinung zugeschrieben, auf dem Gebiete der Zuchtversuche seien nach DARWIN keine großen Lorbeeren mehr zu holen, anderseits dem Umstand, daß die Begründung und der Ausbau der Abstammungslehre durch Morphologie, Systematik und Faunistik das allgemeine Interesse fast ausschließlich in Anspruch nahmen. Ruhte das Experiment, so arbeitete doch der grübelnde Gedanke und baute kunstvoll gefügte Lehrgebäude, die, wer wollte das leugnen, viele neue Aussichten eröffneten und zu fruchtbarer Forscherarbeit anregten. In den Dienst dieser Vererbungsforschung stellte sich aber ungleich mehr die bloße Beobachtung als das Experiment. Jedoch müssen uns gewiß die Leistungen der subtilen zytologischen Forschung über die Vorgänge vor, während und nach der Befruchtung mit Bewunderung erfüllen.

Die Neubelebung der experimentellen Vererbungsforschung ging von der Botanik aus, die sich ja der experimentellen Methode nie so stark entfremdet hatte, wie die Zoologie. Der Anstoß wurde gegeben durch die 1900 erfolgte Wiederentdeckung der von dem deutschösterreichischen Augustinerabt und Prälaten MENDEL in den sechziger Jahren durch zielbewußte Bastardierungsversuche nachgewiesenen Vererbungsgesetzmäßigkeiten durch DE VRIES, CORRENS und TSCHERMAK, denen sich bald andre Forscher auch auf zoologischem Gebiete, vor allem BATESON, CASTLE, CUÉNOT, DAVENPORT, der Sprechende u. a. anschlossen. Gerne ergreife ich die Gelegenheit, um hervorzuheben, daß WILHELM HAACKE schon anfangs der neunziger Jahre hier in Frankfurt ausgedehnte Zuchtversuche mit Mäusen begann und, ohne etwas von MENDEL zu wissen, zu Ergebnissen gelangte, die mit denen MENDELS, wie er selbst sagt, eine verblüffende Übereinstimmung zeigen. Seit 1900 hat die exakte Vererbungsforschung einen mächtigen Aufschwung genommen und in einem Dezennium — es ist dies keine Übertreibung — in der Ermittlung von Gesetzmäßigkeiten, in der Erkenntnis der natürlichen



Ordnung »nach Zahl und Maß und Gewicht« mehr geleistet, als im ganzen vorausgehenden Zeitraume. Die Führung hat dabei die Botanik behalten und das wird voraussichtlich so bleiben. Mit den Pflanzen läßt sich leichter experimentieren, ihre Reaktionen lassen sich leichter analysieren, die Gewächse erheischen geringere Pflege, auch laufen sie nicht davon und braucht man sie nicht einzusperren. Von unschätzbbarer Bedeutung für die Erbllichkeitsforschung ist es sodann, daß es im Pflanzenreich zahlreiche Formen mit fakultativer Fremdbefruchtung gibt, die sich beliebige Generationen hindurch bei Selbstbefruchtung oder sogar parthenogenetisch züchten lassen und für gewöhnlich überhaupt nur so fortpflanzen. Es ist unmöglich, über die Hauptergebnisse der experimentellen Vererbungslehre zu referieren, ohne auf botanische Untersuchungen Rücksicht zu nehmen. — Eine sichere Haupterrungenschaft der Forschung ist die, daß die wichtigsten für gewisse Merkmalskategorien festgestellten Gesetzmäßigkeiten ganz allgemeine Gültigkeit haben, und wir werden wohl auch in unserm alten und hoffentlich ewig jungen Europa gut daran tun, auf manchen Gebieten der Biologie mit dem botanisch-zoologischen Kastengeist etwas aufzuräumen.

**Variation und Modifikation.** Die Vererbungslehre ist untrennbar mit der Variationslehre verknüpft. Ich muß einige wichtige Ergebnisse der letzteren in erster Linie hervorheben, doch nur solche, welche ganz direkt mit experimenteller Vererbungsforschung zu tun haben.

DARWIN kannte wohl schon die wichtigsten Formen der Variation. Er operierte aber in seiner Selektionstheorie mit jenen geringfügigen individuellen Abweichungen, die man bis vor kurzem ohne genauere Analyse als für die kontinuierliche oder fluktuierende Variation charakteristisch zu betrachten gewohnt war. Er hielt diese minimalen Abweichungen für in sehr vielen Fällen erblich, wußte aber recht wohl, daß sie dies in andern Fällen nicht sind. Diese Frage scheint ihm nicht viel Kopfzerbrechen verursacht zu haben; er erledigte sie mit dem Satze »any variation which is not inherited is unimportant for us«. DARWIN kannte aber auch die diskontinuierliche Variation, die DE VRIESSchen Mutationen, die »Sports« der Züchter, seine »single variations«. Er maß ihnen aber für die Artbildung, wohl wegen ihrer Seltenheit, nur geringe Bedeutung bei. Erst KORSCHINSKY, BATESON und DE VRIES erkannten die volle Bedeutung solcher diskontinuierlicher Abweichungen oder Mutationen. DE VRIES und auf zoologischem Gebiete neuerdings besonders TOWER wiesen nach, daß sie in sehr vielen Fällen gleich bei ihrem ersten unvermittelten Auftreten erblich sind. Denn es

ist nun schon recht häufig das plötzliche unvermittelte Auftreten solcher Mutationen aus meist unbekannten Ursachen in hohem Grade wahrscheinlich gemacht worden.

Nicht ohne Schuld der genannten Forscher gewöhnten sich die Biologen daran, die für die Mutationen charakteristischen sprung- oder stoßweisen Abweichungen für viel beträchtlicher zu halten, als sie es meist in Wirklichkeit sind. Man weiß jetzt, daß Mutationen sehr häufig zwar diskontinuierlich, aber sehr geringfügiger Natur sind. Man kann sie ohne genauere Analyse häufig nicht von fluktuierenden Abweichungen unterscheiden. Nicht ein Springen, sondern ein Trippeln. Andererseits gibt es unvermittelt und schon ihrer Natur nach unvermittelt auftretende Abweichungen, wie z. B. der linksgewundene Zustand von *Helix pomatia* und verwandter Formen, die nicht erblich sind. Auch das hat sich nicht bestätigt, daß die erblichen Mutationen vorwiegend qualitativer Natur, die nicht erblichen Abweichungen quantitativer Natur, Plus- oder Minusvariationen sein sollen.

Das ganze Tatsachenmaterial der experimentellen Forschung führt vielmehr dazu, ohne Rücksicht auf das Maß der Abweichung die beiden großen Kategorien der erblichen und der nicht erblichen Merkmale zu unterscheiden, für die ich die meines Wissens von BAUR vorgeschlagenen Bezeichnungen Variationen (erblich) und Modifikationen (nicht erblich) akzeptieren will. Man sieht es einem Merkmal freilich nicht an, ob es in einem gerade vorliegenden Falle zu der einen oder andern Gruppe gehört. Das Zuchtexperiment muß entscheiden. Ausgedehnte Untersuchungen, z. B. an Heliciden, Käfern usw. haben gezeigt, daß fast alle Unterscheidungsmerkmale in erblicher und nicht erblicher Form vorkommen können. Variationen beruhen auf Veränderung der in den Gameten enthaltenen Vererbungsfaktoren, Modifikationen dagegen beruhen auf äußeren Einflüssen auf den sich entwickelnden Organismus. Da gewisse Erfahrungen, besonders die neuesten über Pfropfhybridismus, es immer wahrscheinlicher machen, daß auch die Gewebszellen ein wenigstens qualitativ ebenso vollständiges Assortiment von Vererbungsfaktoren besitzen können wie die Gameten, so ist von vornherein zu erwarten, daß, wenn bestimmte äußere Einflüsse eine bestimmte Veränderung, eine Modifikation am sich entwickelnden Soma, dem Personalteil des Körpers eines Organismus hervorrufen, dieselben Einflüsse, wenn sie auf die Gameten einzuwirken Gelegenheit haben, die nämliche Veränderung an den Vererbungsfaktoren der Gameten hervorrufen, d. h. eine erbliche Variation erzeugen. Es scheint aber, daß, wenigstens bei den Tieren, die ört-

lichen und funktionellen Verhältnisse der Geschlechtszellen bei der Entwicklung und im erwachsenen Organismus derart sind, daß sie äußeren Einflüssen möglichst entzogen erscheinen.

Untersuchungen von weittragender Bedeutung über die Beziehungen zwischen erblicher Variation und persönlicher Modifikation sind von dem dänischen Botaniker JOHANNSEN, der eben erst ausgezeichnete »Elemente der exakten Erblchkeitslehre« herausgegeben hat, angestellt worden. Die Untersuchungen sind mustergültig, sowohl was die Technik des Experimentes, den Ausschluß der Fehlerquellen, als auch die variations-statistische Behandlung des Beobachtungsmateriales anbetrifft. Ich will versuchen, die Hauptresultate begrifflich ganz exakt darzustellen, ohne auf die Einzelheiten einzutreten und ohne mathematisch-biometrischen Apparat, so wie man den Gegenstand etwa in einer allgemeinverständlichen Vorlesung behandeln könnte.

Prüft man irgend einen Bestand, eine Population, wie JOHANNSEN sagt, z. B. möglichst viele Individuen einer lokal begrenzten Kolonie einer Organismenart, variationsstatistisch auf ein besonderes Merkmal, das sich quantitativ bestimmen läßt, so z. B. Länge, Gewicht, Zahl der Flossenstrahlen usw. und verteilt man sämtliche Individuen in Gewichtsklassen oder Längeklassen usw., wobei man die Klassen in ansteigender Ordnung auf der Abszisse einträgt und für die Zahl der zu einer Klasse gehörenden Individuen entsprechende Ordinaten errichtet, verbindet man sodann die oberen Endpunkte der Ordinaten mit einer Linie, so erhält man die sogenannte Galtonkurve. Diese Kurve ist häufig eingipflig und nähert sich nicht selten der Binomialkurve. Sie steigt zu einem Gipfelpunkt heran und fällt auf der andern Seite wieder symmetrisch ab. Man sagt dann, die Individuen einer Population gehorchen dem QUETELETschen Gesetz. Ihre Längenmaße z. B. gruppieren sich symmetrisch um ein Mittelmaß, das durch die größte Anzahl von Individuen repräsentiert wird. Je mehr die Individuen nach der Plus- oder Minusrichtung von diesem Mittelwerte abweichen, um so geringer wird ihre Zahl. Seit QUETELET war man gewohnt, eine Population, die dem QUETELETschen Gesetz gehorcht, als eine Einheit zu betrachten, z. B. eine einheitliche Lokalvarietät oder geographische Rasse und den Mittelwert als für diese Einheit typisch anzusehen.

JOHANNSEN, welcher das Samengewicht und die relative Länge der Samen von Bohnenbeständen und die »Schartigkeit« bei Gerstenpopulationen untersuchte, gelangte nun zu dem einwandfreien Resultat, daß eine Population, welche z. B. mit Bezug auf das Samengewicht eine sehr schöne eingipflige und symmetrische Variationskurve aufweist und so scheinbar einen einheitlichen Typus darstellt, in Wirklichkeit aus



einem Gemenge verschiedener, aber wirklich einheitlicher, fester Typen bestehen kann, von denen jeder selbst wieder eine annähernd symmetrische, eingipflige Variationskurve aufweist. Zum zwingenden Nachweise dieser Tatsache benutzte er die sogenannten reinen Linien, Folgen von Generationen, die ausschließlich durch Selbstbefruchtung oder parthenogenetisch auseinander hervorgehen und von einem reinrassigen, homozygoten Stammexemplar abstammen, bei denen also Typenvermischung, Vermischung von erblichen Charakteren, ausgeschlossen ist.

Wie ein Gemenge solcher in reinen Linien repräsentierten Typen eine scheinbar einheitliche Population, einen Phänotypus nach JOHANNSENS neuester Terminologie, bilden kann, will ich durch umstehende schematische Darstellung erläutern (Textfig. 1).

Die Glieder einer gegebenen Population, die in ihrer Gesamtheit einen Phänotypus darstellt, mögen in 41 Längenklassen eingeteilt werden, z. B. in millimeter-Klassen, die niederste beispielsweise durch die 60 millimeter-Varianten, die höchste durch die 100 millimeter-Exemplare repräsentiert sein. Dann würde die 80 millimeter-Klasse den Mittelwert des Phänotypus repräsentieren, zugleich den Gipfel der symmetrischen Kurve der scheinbar einheitlichen Gesamtpopulation. Die Skala der Längenklassen ist durch die Skala weißgrau-schwarz ausdrucksvoll hervorgehoben. Am weißen Ende finden sich die extremen Minusvarianten, am schwarzen die extremen Plusvarianten, im grauen Zentrum unter dem Gipfel der mittelmäßige Gewalthaufen, an der weißen Ecke die Zwerge, an der schwarzen die Riesen.

Innerhalb der Hauptkurve sind nun die verschiedenen durch Zucht von reinen Linien experimentell aus der Gesamtpopulation isolierten, wirklichen konstanten reinen Typen mit ihren eingipfligen Variationskurven dargestellt. Diese Spezialkurven sind viel kleiner; ihre Höhe ist deshalb viel geringer, weil viel weniger Individuen auf eine Längenklasse entfallen; ihre Basis viel kürzer, weil die Variationsbreite viel geringer ist, als beim Kollektivphänotypus. Man sieht, es gibt sehr verschiedene Sorten von reinen Linien, von reinen Biotypen: Zwergtypen, Riesentypen, Mitteltypen und dazwischen alle Übergänge, A—Z, und man erkennt nun sofort, daß die eingipflige, symmetrische Generalkurve der Gesamtpopulation, des Schein- oder Phänotypus dadurch zustande kommt, daß in der Population diejenigen Linien oder Biotypen weitaus die häufigsten sind, bei denen die durchschnittliche Länge sich dem mittleren Längentypus, dem grauen Typus am meisten nähert, während nach der Plus- oder Minusseite die Biotypen immer spärlicher werden und schließlich verschwinden, d. h. es gibt nur ganz vereinzelte Zwerg- und ganz vereinzelte Riesenlinien.

Unsre schematische Darstellung orientiert uns noch leicht über andre in der experimentellen Vererbungsforschung eine wichtige Rolle spielende Verhältnisse. Man sieht, daß in dem vorliegenden, ideellen Falle die den reinen Linien, den Biotypen, entsprechenden, mit A—Z bezeichneten Einzelkurven ineinandergreifen. Es kommt

Fig. 1.

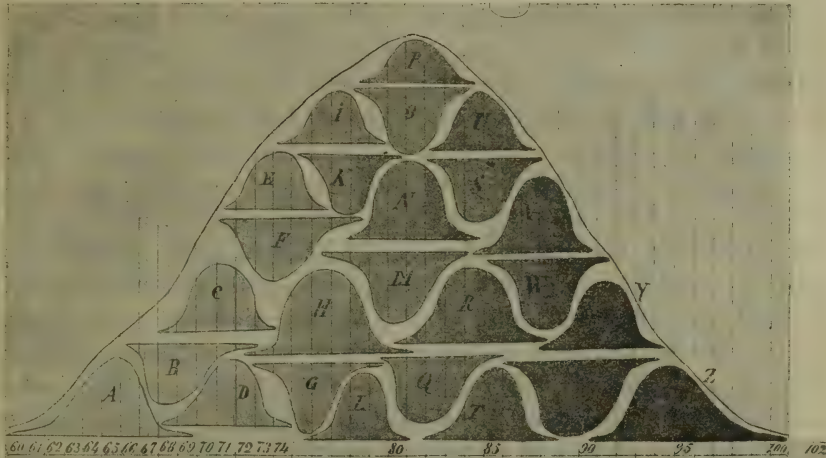


Fig. 2.

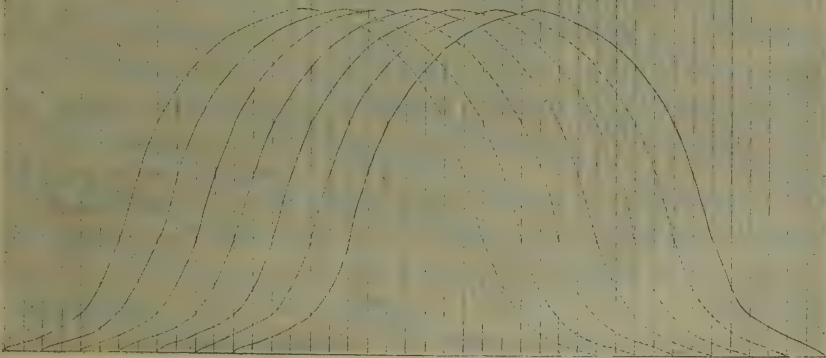


Fig. 1. Population (Phaenotypus) und reine Linien¹.

Fig. 2. Selektion mit Verschiebung des Typus.

dadurch die weitverbreitete Erscheinung der sogenannten transgressiven Variation zum bildlichen Ausdruck. Die Plusvarianten der

<sup>1</sup> Die Basis der Spezialkurven A—Z ist aus leicht ersichtlichen Gründen ihrer räumlichen Gruppierung bald nach oben, bald nach unten gerichtet.

Zwerglinie *A* sind nicht kleiner als die Minusvarianten der etwas größeren Zwerglinie *B*; ja, die extremen Plusvarianten der Zwerglinie *A* sind nicht kleiner als die extremen Minusvarianten der reinen Linien *C* und *D*. Ein 68 mm-Individuum könnte also zu 4 verschiedenen reinen Linien gehören; es könnte ein extremer Plusvariant des Biotypus *A* oder ein extremer Minusvariant des Biotypus *D*, eine geringe Abweichung vom Mittelwerte der Linie *B*, oder eine starke Minusabweichung vom Mittelwerte der Linie *C* sein. Zu welchem von den 4 Elementartypen ein solches 68 mm-Exemplar wirklich gehört, läßt sich durch noch so genaue Inspektion desselben nicht entscheiden. Hier hilft nur das Zuchtexperiment. Ich züchte jedes 68 mm-Exemplar für sich und vermehre es durch Selbstbefruchtung. Dann erzeugt ein 68 mm-Exemplar, das ein extremer Plusvariant der reinen Linie *A* mit dem Mittelwerte 65 ist, eine Nachkommenschaft, die mit Bezug auf die Länge den typischen Mittelwert 65 der Linie aufweist. Gehört aber das zur Zucht gewählte 68 mm-Exemplar der Linie *D* mit dem Mittelwert 71 an, so werden seine Nachkommen sich wieder typisch um diesen Mittelwert gruppieren. Das heißt die Nachkommen auch der extremsten Plus- oder Minusvarianten einer reinen Linie schlagen im Mittel vollständig zum Typus der Linie zurück.

In der biometrischen Forschung ist viel von dem GALTONschen Rückschlags- oder Regressionsgesetz die Rede, welches besagt, daß die Nachkommen der Plus- oder Minusvarianten nach derselben Richtung vom Typus abweichen wie die Eltern, nur in geringerem Grade. Es ist leicht ersichtlich, daß dieses Gesetz für eine gemischte Population, für einen Phänotypus zutrifft, nicht aber für reine Linien. In reinen Linien ist der Rückschlag sofort ein totaler. Solche Widersprüche zwischen den Resultaten der biometrischen und der experimentell-biologischen Forschung treten auf der ganzen Linie zutage. Die biometrische Forschung arbeitet mit unreinem Material, sie berücksichtigt nur die äußern Erscheinungen und nicht die innern Vererbungsfaktoren, die den Erscheinungen zugrunde liegen. Für sie ist es gleichgültig, ob ein 68 mm-Individuum zur reinen Linie *A* oder *B* oder *C* oder *D* gehört, und sie wäre überhaupt nie imstande gewesen, den fundamental wichtigen Nachweis der Existenz solcher reinen Linien oder Biotypen zu erbringen und zu zeigen, daß eine scheinbar einheitliche Rasse in Wirklichkeit eine Mischrasse ist. Die biometrischen Methoden sind gewiß von größter praktischer Wichtigkeit, z. B. für das Versicherungswesen, auch geben sie Fingerzeige für die Lösung von Problemen, sie stellen auch Probleme, aber sie lösen sie nicht, in der Vererbungsforschung sind sie nicht imstande, biologische Gesetzmäßigkeiten aufzudecken.



Unsre schematische Darstellung der Beziehungen zwischen Population und reinen Linien, zwischen Phänotypus und festen Biotypen ist auch schon geeignet, die Bedeutung eines experimentellen Prinzips zu illustrieren, dem besonders die MENDELSche Erbllichkeitsforschung den größten Teil ihrer exakten Resultate verdankt, der Methode der Reinkultur, der Individualzüchtung oder wie die Pflanzenzüchter sagen, des VILMORINSchen Prinzips der individuellen Nachkommenbeurteilung (nach LOUIS DE VILMORIN, dem berühmten französischen Pflanzenzüchter, welcher um die Mitte des vorigen Jahrhunderts zuerst das Selektionsverfahren in die praktische Pflanzenzucht einführte und durch seine methodische Zuckerrübenzucht große Erfolge hinsichtlich des Zuckergehaltes erzielte). Vollkommen rein kann man dieses Untersuchungsprinzip in der Praxis nur durchführen bei Organismen mit fakultativer oder obligatorischer parthenogenetischer Fortpflanzung oder Vermehrung bei Selbstbefruchtung. Es kommen hier für das Experiment fast nur Pflanzen in Betracht. Bei Fremdbefruchtern kann man die individuelle Kontrolle nur soweit durchführen, als man bei durch Generationen hindurch fortgesetzter Zucht für jedes einzelne Individuum den Vater und die Mutter, die Großeltern, die Urgroßeltern usw. ganz genau angeben und charakterisieren, am besten sogar in natura demonstrieren kann. Der Gegensatz zur Individualzüchtung ist die Massenkultur. Wie die Statistik, so liefert auch die Massenkultur ganz gewiß große praktische Resultate; ich erinnere nur an die großartigen Züchtungserfolge des berühmten kalifornischen Pflanzenzüchters LUTHER BURBANK, der sich dieser Methode bedient. Die Erfolge dieser Methode sind wohl vornehmlich zwei Faktoren zuzuschreiben. Einmal ist die Wahrscheinlichkeit bei Massenzucht größer, daß wirklich neue, erbliche Merkmale (Mutationen) auftreten und zweitens ist die Wahrscheinlichkeit größer, daß seltene Kombinationen von erblichen Merkmalen unter dem Riesenmaterial erscheinen. Dies wird ohne weiteres klar, wenn man bedenkt, daß unter den 16384 innerlich und 128 äußerlich verschiedenen Kombinationen, die unter den Nachkommen der 2ten Generation eines Elternpaares vorkommen können, das sich nur durch 7 Paare selbständiger, unregelmäßig auf die Eltern verteilter erblicher Merkmale unterscheidet, nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung von 16384 Individuen durchschnittlich nur eines die seltenste Kombination, die homozygotische Vereinigung aller rezessiven Merkmale aufweist.

Nehmen wir in unserm Falle an, wir würden, um die Erbllichkeitsverhältnisse der Längenvarianten zu studieren, aus unsrer Population eine kleine Kollektion der längsten Exemplare herausuchen, — sie werden dem dunkeln Gebiete unsres Variationsbildes angehören — und

diese Kollektion promiscue weiterzüchten, so wird es offenbar schwierig sein, auch bei Weiterführung der Zucht durch mehrere Generationen hindurch, zur Entdeckung der Existenz der verschiedenen festen Typen *R, S, T, U, V, W, X* usw. zu gelangen. Züchte ich jedes Exemplar für sich unter Ausschluß der Fremdbefruchtung und halte ich die Nachkommen eines Exemplares immer scharf von den Nachkommen anderer Exemplare auseinander, so müssen schon die Zuchtergebnisse der 2ten Generation die Existenz fester Biotypen verraten.

Die ausgedehnten JOHANNSENSchen Zuchtexperimente sind auch von größter Bedeutung für eine scharfe Auffassung von der Wirkung fortgesetzter Selektion. Wählen wir in unsrer Population stets nur die langen und längsten Exemplare also aus dem dunkeln Gebiete des Variationsfeldes aus, so erkennen wir in der ersten Generation eine überaus starke Wirkung der Selektion. Es finden sich keine Exemplare mehr unter 80 mm bei den Nachkommen. In der zweiten Generation ist die Wirkung fortgesetzter Selektion schon weniger auffällig, wir finden z. B. keine Exemplare mehr unter 85 mm. In der dritten Generation haben wir nur noch 90—100 mm-Exemplare und die Wirkung der Selektion hört jetzt ganz auf. Es gelingt mir überhaupt nicht, über 100 mm-Exemplare zu züchten. Was ist nun bei meinen Selektionsversuchen vor sich gegangen? Ich habe ganz zweifellos schließlich durch fortgesetzte Selektion die extremste reine Linie *Z* isoliert. Das aber ist ein fester Biotypus, bei Zucht seiner Plus- oder Minusvarianten erfolgt totaler Rückschlag zum Typus. Innerhalb der reinen Linie ist die Selektion machtlos. Sie produziert nichts Neues. Der Typus verschiebt sich nicht in das ultraschwarze Gebiet hinein. Zusammenfassung: In einer unreinen Population, einem Phänotypus, bewirkt fortgesetzte Selektion eine Verschiebung des Mittelwertes in der Selektionsrichtung bis zur äußersten Variationsgrenze der Ausgangspopulation und nicht weiter. Es wird dabei der extremste Biotypus isoliert. Innerhalb des Biotypus ist die Selektion machtlos.

Nennen wir die Faktoren, das »Etwas«, was in den Gameten vorhanden ist, welches bei der Entwicklung und Gestaltung den Biotypus bestimmt, mit JOHANNSEN seine genotypische Grundlage, so konstatieren wir, daß Selektion, so weit die experimentelle Erfahrung reicht, durch noch so viele Generationen fortgesetzt, die genotypische Grundlage nicht verändert. Dies widerspricht einer weitverbreiteten Ansicht von der schöpferischen Wirkung der Selektion, nach welcher die Selektion nicht nur den Mittelwert eines Typus, sondern bei gleichbleibender Variationsbreite die Plus- und Minuspunkte der Variationsabszisse fortdauernd in der Selektionsrichtung



zu verschieben vermag, so daß unsre Kurve immer tiefer in das ultraschwarze Gebiet hineingeraten würde. (Textfigur 2, S. 23.)

JOHANNSEN hat nun, allerdings selten, auch bei seinen reinen Linien das unvermittelte Auftreten genotypischer Verschiebungen nachweisen können. Das wären erbliche Variationen, sogenannte Mutationen. Es kann also beispielsweise im ultraschwarzen Bezirk ein neuer 102 mm-Biotypus auftreten. Selektion kann diesen Typus aus der bereicherten Population isolieren; sie hat ihn aber nicht geschaffen.

Die Untersuchungsergebnisse JOHANNSENS über Populationen und reine Linien sind 1907 von meiner Schülerin ELISE HANEL (Vererbung der Tentakelzahl bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Hydra) und 1908 von JENNINGS für die Körpergröße von *Paramecium* vollinhaltlich bestätigt worden.

Jeder Biotypus hat seine eigene Variationskurve und seinen Mittelwert. Die Plus- und Minusabweichungen vom Mittelwert sind nun nachgewiesenermaßen nicht erbliche Rassen-Variationen, sondern unbeständige rein persönliche Modifikationen oder Fluktuationen. Sie werden bedingt durch die Gesamtheit der äußeren Einwirkungen, den Einfluß der Lebenslage auf den sich entwickelnden Organismus. Eine genaue Analyse solcher Modifikationen zeigt, daß unter gewissen Umständen fortgesetzte Selektion auch innerhalb reiner Linien von praktischer Bedeutung sein kann. Wenn z. B. ein gut ernährtes Exemplar eines Pflanzenbiotypus sich durch hohes Samengewicht als eine Plusmodifikante ausweist, und das Samengewicht der Ausdruck einer reichlichen Menge von Reservenernährungsstoff ist, so wird die bloße Selektion schon einigen Erfolg haben. Denn *ceteris paribus* hat der aus einem schweren Samen hervorgehende Keimling größere Aussicht zu einer kräftigen Pflanze auszuwachsen und selbst wieder besser ernährte Samen zu liefern, als der Keimling aus einem leichteren Samen. Die genotypische Grundlage bleibt dadurch völlig unberührt. Es handelt sich nicht um Vererbung, sondern um Nachwirkung. Die Verwechslung beider erzeugt fortwährend große Konfusion.

Die äußeren Faktoren können gleichmäßig auf einen Bestand von Organismen einwirken und alle Individuen gleichsinnig beeinflussen. Ist die Gleichmäßigkeit eine zeitliche, so wird zum Beispiel der Habitus der Ernte, der Charakter eines Jahrganges bestimmt, ist sie eine örtliche, so prägt sich eine Lokalform, eine Standortsmodifikation aus, die, so lange die örtlichen Verhältnisse konstant bleiben, was ja gewöhnlich mehr oder weniger der Fall ist, ebenfalls konstant bleibt und dadurch Erbllichkeit vortäuscht. Kehren etwa wieder frühere



Verhältnisse zurück, so entsteht wieder die frühere Lokalform unter Erscheinungen der Nachwirkung. Man spricht dann häufig von Atavismus, wo es sich nur um die ganz bestimmte genotypisch festgelegte Reaktion auf äußere Einflüsse handelt.

Die Modifikabilität von Biotypen mit identischem Mittelwert kann recht verschieden sein. Die Unterschiede beruhen dann auf einer Verschiedenheit der genotypischen Grundlage. Zwei Pflanzen, *A* und *B*, von demselben Mittelwert des Samengewichtes können sich dadurch unterscheiden, daß die eine *A* auf bessere oder schlechtere Ernährung weniger reagiert als die andere *B*, welche bei guter Ernährung schwerere, bei schlechter Ernährung leichtere Samen liefert als *A*. Es ist klar, daß der Züchter durch sorgfältige Auslese und rationelle Ernährungspflege, durch Kultur der Sorte mit dem größeren Reaktionsauschlag mehr erreicht, als mit der andern. Es ist aber auch klar, daß er vorher den betreffenden Biotypus *B*, der sich unter gewöhnlichen Verhältnissen von *A* nicht unterscheiden läßt, reinzüchten muß.

Die noch so genaue variationsstatistische Untersuchung z. B. eines Freiland-Biotypus gibt uns keinen verlässlichen Aufschluß über den Umfang der Modifizierbarkeit desselben. Auch hier hat das Experiment einzusetzen. Dem Umstande, daß bei der Domestikation die äußeren Faktoren, die gesamte Lebenslage gewaltig verändert werden, ist zum Teile die mannigfaltigere Gestaltung der Kulturorganismen zuzuschreiben.

Von großer Bedeutung ist der experimentell mehrfach geführte Nachweis, daß Biotypen, die sich durch bloß quantitative, ev. sogar transgredierende Merkmale unterscheiden, bei Kreuzung nach Art mendelnder Bastarde ihre Autonomie beibehalten, indem sie in der  $F_2$ -Generation wieder in dem charakteristischen Zahlenverhältnis in die beiden typischen Ausgangsformen spalten.

Und nun einiges über qualitativ verschiedene Merkmale in Populationen (Phaenotypen) und in genotypisch reinen Beständen. Die qualitative Verschiedenheit bedingt die sogenannte alternative Variabilität resp. Modifikabilität. Die Varianten resp. Modifikanten lassen sich nicht nach Zahlenklassen in eine Reihe ordnen (abgesehen davon, daß eine Qualität sich in verschiedenen Intensitätsstufen manifestieren kann). Es möchte nun den Anschein haben, daß, wenn verschiedene Biotypen sich durch qualitative Merkmale unterscheiden, sich in einem gegebenen Bestand, einer Population von Individuen einer Art, die einzelnen Biotypen leicht durch sorgfältigen Augenschein unterscheiden und isolieren lassen und daß da von einem Phaenotypus nicht die Rede sein könne. Die MENDELSche

Erblichkeitsforschung hat durchaus das Gegenteil bewiesen. Wenn ich in einer Kolonie von *Helix nemoralis* die verschiedenartigen Bänderungen und Färbungen beobachte, so sind das weder bloße ephemere regellose Erscheinungen, mit denen sich zu beschäftigen pure Spielerei ist, wie man früher vielfach glaubte, noch repräsentieren alle die verschiedenen Formen reine Biotypen, wohl aber zeigen alle Merkmale mit Bezug auf Erblichkeit ganz bestimmte, genau ermittelte Gesetzmässigkeiten, sie gehorchen den gleich zu besprechenden MENDELSchen Spaltungsregeln. Unter allen Farben- und Bändervarietäten repräsentieren nur die gelben und die fünf-bändrigen reine Biotypen, alle andern sind zwar teilweise durch reinrassige Individuen, vorwiegend aber durch hybride Exemplare vertreten. Beispielsweise repräsentiert der Bestand an roten bänderlosen Individuen keineswegs, wie es den Anschein hat, einen einheitlichen Typus, sondern einen ganz prononcierten Schein-, einen Phäenotypus. Eine mir aus Literaturangaben bekannte Tacheekolonie in Bures bei Paris interessierte mich dermaßen, daß ich vor Jahren selbst hinreiste, um sie aufzusuchen und zu sammeln. Ich habe dann zu Hause in voller Absichtlichkeit eine kleine Anzahl der gesammelten phaenotypischen Exemplare gekreuzt und gezüchtet und so in der ersten und zweiten Generation die Musterkarte von Farben- und Bändervarietäten hervorgezaubert, welche für die genannte Kolonie charakteristisch ist. Die äußere Erscheinung ist trügerisch. Das schöne rote Schneckenkleid z. B. sagt nichts Zuverlässiges über die Beschaffenheit der Gene, der erbeinheitlichen Anlagen, die in den Gameten enthalten sind.

Vieles Wichtige über qualitative Abweichungen in Beziehung zu Erblichkeit kann ich mit BAUR an einem demonstrativen Beispiel erläutern. Es gibt eine rotblühende reine Rasse von *Primula sinensis*, sie ist ein fester Biotypus. Wenn ich junge Keimlinge dieser Pflanze einige Wochen, bevor sie zum Blühen kommen, im Warmhaus bei einer Temperatur von 30° C. aufziehe, so werden sie weiß blühen. Der Fall zeigt zunächst das Vorhandensein einer sensiblen Periode (DE VRIES), wie sie auch für andre Organismen, Pflanzen und Tiere, z. B. bei den Temperaturversuchen an Schmetterlingen und Käfern nachgewiesen worden ist. Die Einwirkung der erhöhten Temperatur nach Ablauf der sensiblen Periode vermag an dem Schicksal der Blütenanlagen nichts mehr zu ändern. Die Primeln blühen dann rot. »Bringen wir jetzt einen solchen weißblütig gewordenen Primelstock wieder in ein kühles Gewächshaus, so bleiben zwar die vorhandenen weißen Blüten weiß, auch die in den nächsten Tagen sich öffnenden Blüten sind noch weiß, aber die sich späterhin entwickelnden Blüten

sind dann wieder ganz normal rot.« Die weiße Blütenfarbe ist hier offenbar eine während der sensiblen Periode durch den äußeren Temperatureinfluß hervorgerufene qualitative Modifikation, nicht eine Variation. Die Samen aus modifizierten Blüten verhalten sich in ihren Erblchkeitsverhältnissen wie die normalen. In einem genügend heißen Klima würde offenbar dieser Biotypus von *Primula sinensis* konstant weiß blühen und der Botaniker würde die Entdeckung machen, daß Herabsetzung der Temperatur rote Blüten hervorruft. Wie steht es nun hier mit der Erblchkeit? Sollen wir sagen, daß bei mäßiger Temperatur die rote Farbe und bei hoher die weiße Farbe erblich ist? Gewiß nicht. Die korrekte Darstellung ist die, daß bei dem in Frage stehenden Biotypus von *Primula sinensis* eine bestimmte Reaktionsfähigkeit auf Temperatureinflüsse erblich ist, »vererbt wird die Fähigkeit bei 20° rote, bei 30° weiße Blüten zu bilden.« Es gibt eine Rasse von *Primula sinensis*, welche immer auch bei 20° C. weiß blüht. Ob beide Rassen gekreuzt worden sind, weiß ich nicht. Zu erwarten ist, daß bei der Kreuzung in der ersten hybriden Generation der eine Typus, vielleicht der bei 20° rotblühende, dominiert und daß in der zweiten Generation typische MENDELSche Spaltung eintritt.

Manche Biologen, besonders Botaniker, würden hier, wenn der Vorgang in der freien Natur stattfände, von direkter Anpassung sprechen, auch wenn nicht einzusehen ist, warum die rote Blütenfarbe bei niedriger Temperatur, die weiße, bei höherer ökologisch zweckmäßiger sein sollte. Die mißbräuchliche Anwendung des Wortes Anpassung springt hier sofort in die Augen.

Aber offenbar sind die Verhältnisse bei wirklichen Anpassungen di- und polytropher Organismen dem Wesen nach die gleichen. Es handelt sich augenscheinlich um stabile Einstellungen, erbliche Ökologismen. Die erdgeschichtliche Entstehung solcher Ökologismen berührt uns hier nicht. *Polygonum amphibium* vererbt die Fähigkeit, seine Blattanlagen je nach dem während ihres sensiblen Stadiums auf sie einwirkenden Reiz im Wasser zu langgestielten, schwimmenden Blättern mit glänzender, unbenetzbarer und glatter Oberfläche, mit beiderseits schwacher Kutikula und Spaltöffnungen nur auf der Oberseite, und zwei Schichten Pallisaden zu entwickeln, in der Luft aber zu kurzgestielten, runzeligen und behaarten Blättern mit stärkerer Kutikula und mit Stomata (allerdings in geringer Zahl) auch auf der Unterseite, mit nur einer Palisadenschicht.

Da bei der Wasser- wie bei der Landform die genotypische Grundlage genau die gleiche ist, so kann es selbstverständlich keine Hybride zwischen beiden geben.



Nach den Anhängern der Lehre von der direkten Bewirkung, besonders den Psychovitalisten, handelt es sich um immer wiederholte zweckmäßige Anpassungen. *Polygonum amphibium* ist immer wieder von neuem, aber nur während der sensiblen, sagen wir intelligenten Periode, gescheit genug, im Wasser Schwimmblätter und auf dem Lande Luftblätter zu bilden.

**Alternative (Mendelsche) Vererbung.** Ich komme zu den Hauptresultaten der MENDELSchen Bastardierungsforschung, welche neben dem Nachweis der reinen Linien und der modernen Variationslehre am meisten dazu beigetragen hat, die Vererbungslehre zu revolutionieren. Hier muß sofort die verblüffende Konkordanz der Resultate, die sich förmlich aufdrängt, betont werden. Bei aller Wesenseinheit zwischen somatischen Zellen und Gameten, welche durch den echten Propfhybridismus neuerdings wieder sehr wahrscheinlich gemacht wird, kann doch zwischen Soma oder Personalteil einerseits und dem Germinalteil oder dem Gametenbestand anderseits eine weitgehende Unabhängigkeit konstatiert werden. Die an der erwachsenen Person zur Entfaltung gelangten, manifest gewordenen »Anlagen« können andere sein, als die vieler in ihren Gonaden enthaltener Gameten und bei letzteren können sie selbst wieder untereinander verschiedenen sein.

Die Aufschrift auf der großen Mappe sagt nichts Sicheres über die Adressen der eingeschlossenen Briefe. Sicher ist aber, um mit JOHANNSEN zu sprechen, »daß jedenfalls viele Eigenschaften des Organismus durch in den Gameten vorkommende besondere, trennbare und somit selbständige«, bei Kreuzung frei kombinierbare »Zustände«, »Grundlagen«, »Anlagen«, repräsentiert sind, welche JOHANNSEN »Gene« (eine Vereinfachung der DARWINSchen Bezeichnung »Pangene«) nennt. Die Bezeichnung »Gen« soll dabei gänzlich frei von jeder vererbungstheoretischen Deutung sein, nur anzeigen, daß »etwas« in den Gameten, bzw. in der Zygote vorhanden ist, was den Charakter des sich entwickelnden Organismus wesentlich bestimmt. Die Gesamtheit aller Gene einer Gamete oder Zygote bildet ihre feste genotypische Grundlage. Die erbeinheitliche Eigenschaft, welche durch Manifestation eines besondern Gens bedingt ist, kann als Einzel- oder Elementareigenschaft bezeichnet werden. Der Nachweis, was ein Elementarmerkmal ist, kann nur experimentell geführt werden. Die einzigen Mittel zur Analyse sind dabei Kreuzungsexperimente und Isolation reiner Linien. Wir werden wohl nie dazu kommen zu ermitteln, wieviele Einzeleigenschaften bei einem Organismus vorkommen, da fruchtbare Kreuzungen nur zwischen Organismen ausgeführt werden können, die sich durch relativ wenige Merkmale

unterscheiden. Dabei sind die Feststellungen immer nur provisorische und relative. Das Experiment hat schon oft scheinbar einheitliche Merkmale als zusammengesetzte nachgewiesen und scheinbar komplexe Eigenschaften bis jetzt noch nicht spalten können.

Zwei Einwände gegen die Giltigkeit der gleich zu besprechenden Resultate der MENDELSchen Forschung müssen von vornherein zurückgewiesen werden. Der eine sagt, daß diskontinuierliche Variation und MENDELSche Spaltungserscheinungen nur bei domestizierten —, bei Kulturorganismen vorkommen. Die Tatsachen lehren das Gegenteil. Ich darf wohl beispielsweise erwähnen, daß mein eigenes, sehr ausgedehntes Untersuchungsmaterial ausschließlich aus Freilandformen besteht.

Eine andre Aussetzung ist die, daß nur geringfügige Merkmale mendeln. Der Einwurf ist schwer zu widerlegen, besonders wenn man alle Merkmale als geringfügig erklärt, welche mendeln. Würde es gelingen — es ist dies unmöglich — einen Organismus in seine sämtlichen Elementareinheiten zu zerlegen, so würden uns vielleicht ausnahmslos alle Elementareigenschaften, jede für sich betrachtet, sehr geringfügig erscheinen und man würde vielleicht einsehen, daß es die Kombination ist, welche Grosses leistet.

Eine Übersicht über die zahlreichen Merkmale bei Pflanzen und Tieren, bei denen »Mendeln«, alternative Vererbung, experimentell sicher nachgewiesen ist, zeigt ihre außerordentlich große Mannigfaltigkeit. Es mendeln qualitativ und auch quantitativ bestimmte Merkmale, die sich nach Dimension oder Gewicht bestimmen lassen, meristische Merkmale, Formverhältnisse der verschiedensten Organe, Färbungs- und Zeichnungsmerkmale, physiologische Charaktere wie z. B. Einjährigkeit und Zweijährigkeit, Fähigkeit, Chlorophyll zu bilden, Empfänglichkeit, resp. Resistenzfähigkeit gegen Rost, chemische Eigenschaften (wie z. B. Stärkegehalt, Zuckergehalt), anatomische Charaktere (z. B. Bau der Fingerdrüse), teratologische Erscheinungen, Geschlechtsmerkmale, Varietätsmerkmale und Artcharaktere (wie z. B. Form und Färbung der Lippe, Bau der Fingerdrüsen bei *H. hortensis* und *nemoralis*) usw. Fast alle Merkmale, welche Biotypen bis zur Rangordnung der Art hinauf unterscheiden, mendeln, während bei den Artmerkmalen ein nichtmendelndes Verhalten vorzuherrschen beginnt.

---

Die großen Erfolge derjenigen Richtung der experimentellen Bastardforschung, welche man mit Recht nach ihrem hervorragenden Begründer benennt, sind einer gegenüber früher durchgreifend verschiedenen Untersuchungsmethode zuzuschreiben, die MENDEL ein-



geführt hat. Sie wird charakterisiert 1) durch das individuelle Verfahren der Reinzucht, 2) dadurch, daß nicht die Gesamterscheinung, der Gesamthabitus in den Vordergrund gestellt wird, sondern die einzelnen Merkmale scharf und exakt, zu jeder Zeit kontrollierbar, im Auge behalten werden, 3) durch die Ausdehnung der Versuche auf mehrere Generationen, 4) durch das klare Bewußtsein, daß die äußere Erscheinung trügt und 5) durch die Aufmerksamkeit, welche dem Zahlenverhältnisse der mit den verschiedenen Merkmalen behafteten Individuen in den verschiedenen vollzählig aufgezogenen Generationen geschenkt wird.

Eine eingehendere Darstellung, besonders der komplizierteren MENDELSchen Fälle, eignet sich nicht für einen Vortrag. Ich muß mich auf Andeutung der Hauptpunkte von allgemeinerer Bedeutung beschränken.

Man spricht nach DE VRIES von Monohybriden, wenn sich die zur Kreuzung benutzten Individuen verschiedener Typen nur durch ein einziges Merkmal unterscheiden. Man kann aber auch eine Versuchsserie bei Individuen verschiedener Rassen, die sich durch mehrere Merkmale unterscheiden, so einrichten, daß man nur das Schicksal eines einzigen bestimmten Merkmalspaares verfolgt. Die Resultate sind dann weniger einwandfrei, weil Korrelationen zwischen den Merkmalen vorkommen können. Man ist übrigens nie sicher, ob sich zwei Biotypen wirklich nur durch ein Merkmal voneinander unterscheiden. Bei di-, tri-, tetra-, polyhybriden Kreuzungen unterscheiden sich die zur Kreuzung benutzten Formen durch zwei, drei, vier oder mehr Merkmale. Die zur Kreuzung benutzten beiden Individuen bilden die Paternal-, Eltern-, Stamm oder Ausgangsgeneration, die jetzt allgemein nach dem Vorschlage von PUNNET als  $P_1$ -Generation bezeichnet wird. Voraussetzung für die Erzielung einwandfreier Resultate ist, daß die zur Kreuzung benutzten Exemplare der  $P_1$ -Generation ihre Rasse, ihren Biotypus rein repräsentieren, daß sie bei Inzucht mit ihresgleichen oder bei Selbstbefruchtung sich mit Bezug auf das zu untersuchende Merkmal konstant, samenbeständig erweisen, daß sie Homozygoten (Bateson) sind.

Die aus der Kreuzung hervorgehende erste Generation von Hybriden, Bastarden oder Heterozygoten, wird als  $F_1$ -Generation, erste Filialgeneration, bezeichnet.

Sie wird zunächst durch Inzucht oder Selbstbefruchtung vermehrt und liefert die  $F_2$ -Generation, diese die  $F_3$ -Generation usw. Rückkreuzungen kann man leicht als  $F_1 \times P_1$  oder  $F_2 \times P_1$  usw. charakterisieren.

Die beiden Merkmale eines Paares, die sich einander bei der Kreu-



zung entgegenstellen, heißen antagonistische Merkmale oder Allelomorpha. Eine sorgfältig fortgeführte Analyse hat ergeben, daß sich in sehr vielen Fällen einem positiven Merkmal ein negatives als Allelomorph gegenüberstellt: Behaartheit und Glattheit, d. h. Fehlen der Behaarung, Bänderung und ungebänderter Zustand usw. Das ist aber durchaus nicht immer der Fall. Ich kann zwei positive Merkmale einander gegenüberstellen, z. B. den Rosenkamm dem einfachen Kamm, die rote Farbe der gelben Farbe usw.

Und nun ein Beispiel des einfachsten und übersichtlichsten Verlaufes einer MENDELSchen monohybriden Kreuzung.

Kreuzung eines Exemplars einer reinen weißblühenden Rasse der Wunderblume, *Mirabilis Jalapa*, mit einem Exemplar des reinen rotblühenden Biotypus dieser Art.

Antagonistische Merkmale des einzigen Paares sind rot und weiß.

Bei der Befruchtung verschmilzt eine mit dem Gen für rot, sagen wir mit einem Erythrogen behaftete Gamete mit einer Gamete, welche das Gen für weiß, ein Leukogen enthält, zu einer Zygote, in welcher sich beide Gene vereinigen. Die aus diesen hybriden Zygoten hervorgehenden heterozygoten Individuen der ersten Bastardgeneration  $F_1$  blühen rosa. Es ist dies ein nicht gerade häufiger Fall intermediärer Gestaltung der  $F_1$ -Generation. Notabene: alle Individuen der  $F_1$ -Generation ohne Ausnahme blühen rosa. Diese Übereinstimmung aller Individuen der  $F_1$ -Generation, ihre Uniformität oder Homogenität ist fast absolut charakteristisch für alle Fälle MENDELScher Vererbung. Es ist nun nicht etwa eine neue konstante Rasse, ein *roseo*-Biotypus entstanden, sondern es handelt sich um eine unreine Rasse, einen Phaenotypus. Vermehre ich nämlich die  $F_1$ -Generation durch Inzucht oder Selbstbefruchtung, so erhalte ich nicht nur rosablühende Nachkommen in der  $F_2$ -Generation, sondern neben  $\frac{2}{4}$  solcher rosablühender,  $\frac{1}{4}$  weißblühende und  $\frac{1}{4}$  rotblühende. Bei der Weiterzucht erweisen sich die weißblühenden und die rotblühenden als konstant, sie sind homozygotisch, reinrassig, obschon Kinder von Bastarden und nach dem gewöhnlichen Sprachgebrauch auch selbst Bastarde. Die rosablühende Hälfte des  $F_2$ -Bestandes, die ganz der  $F_1$ -Generation gleicht, besteht aus lauter Heterozygoten und liefert bei Inzucht oder Selbstbefruchtung wieder  $\frac{1}{4}$  weißblühende Homozygoten,  $\frac{2}{4}$  rosablühende Heterozygoten und  $\frac{1}{4}$  rotblühende Homozygoten usw.

Schon MENDEL hat gezeigt, daß sich dieses Verhalten der  $F_2$ -,  $F_3$ - usw. Generationen, in denen rot und weiß wieder in einem ganz bestimmten Zahlenverhältnis hervortreten, restlos unter der Annahme erklärt, daß die rosablühende  $F_1$ -Generation nicht etwa Gameten mit

einem »Rhodogen« bildet, sondern daß sie mit Bezug auf die antagonistischen Ausgangsmerkmale rot und weiß reine Gameten in durchschnittlich gleicher Zahl erzeugt, eine Hälfte (die Hälfte der Spermatozoen und die Hälfte der Eier) enthält ausschließlich das Erythrogen, die andere Hälfte (die andere Hälfte der Spermatozoen und der Eier) ausschließlich das Leukogen. Findet bei der Befruchtung keine Selektion statt, sondern entscheidet ausschließlich der Zufall über die Vereinigung der verschiedenen Gameten zu Zygoten, und bezeichnen wir das Erythrogen mit  $R$ , das Leukogen mit  $A$ , so entstehen  $\frac{1}{4}$  Zygoten mit der Kombination  $RR$ ,  $\frac{1}{4}$  mit der Kombination  $AA$  und  $\frac{2}{4}$  mit der Kombination  $RA$  (resp.  $AR$ ). Die  $RR$  sind rotblühende, die  $AA$  weißblühende Homozygoten, konstante Rassen, reine Biotypen, die  $AR$  resp.  $RA$  sind rosablühende Heterozygoten, welche in der nächsten Generation wieder in derselben Weise spalten werden, wie die  $F_1$ -Generation.

Die Frage wird gegenwärtig lebhaft diskutiert, ob sich die MENDELSche Annahme von der Reinheit der Gameten aufrecht erhalten lasse. Spalten die beiden Gene, z. B. das rote und das weiße bei unserer Wunderblume, in der  $F_2$ -Generation so scharf und rein wie Sauerstoff und Wasserstoff bei der Zerlegung des Wassers? Mehrere unserer erfahrensten Experimentatoren neigen zu dieser Ansicht und auch ich muß gestehen, daß ich immer wieder von neuem überrascht bin, zu sehen, mit welcher verblüffenden Porträtähnlichkeit die verschiedenen Ausgangsmerkmale in der  $F_2$ -Generation meiner Versuchstiere, der *Helix*varietäten, wieder in die Erscheinung treten und wie sich die Homozygoten unter den Hybriden bei neuen Kreuzungen ganz wie reine Rassen, wie feste Biotypen verhalten. Es ist auch sicher, daß es in der freien Natur kein einziges 5bändriges Exemplar von *Helix nemoralis* oder *H. hortensis* gibt, das nicht, und wenn es sich bei der Zucht noch so sehr wie ein reines Rassentier verhält, in der Ahnentafel — wenn sie bekannt wäre — wiederholt heterozygotische Vorfahren aufweisen würde. Aber es sind doch viele Fälle, neuerdings besonders von HÄCKER für Axolotl, DAVENPORT für Hühnerrassen usw., bekannt geworden, wo die verschiedenen Typen der  $F_2$ -Generation deutliche Zeichen davon erkennen lassen, daß ihre Gene bei ihrer hybriden Vereinigung in der heterozygotischen  $F_1$ -Generation von ihren antagonistischen Allelomorpha beeinflußt, infiziert, befleckt (CASTLE) worden sind. Um dies zu erklären, hat man vorgeschlagen, die Annahme der Reinheit der Gameten durch die Annahme der Prävalenz in dem Sinne zu ersetzen, daß zwar in allen Gameten beide Gene eines allelomorphen Paares vorkommen, daß aber bei den einen Gameten das eine, bei



den andern sein antagonistisches Gen dominiert. Die Entscheidung der Frage wird durch verschiedene Umstände erschwert; vor allem muß in jedem einzelnen Falle durch genaue Ermittlung der Modifikationsbreite eines erbeinheitlichen Merkmals untersucht werden, ob nicht gewisse vermeintliche Bastardierungsinfektionen nur Modifikationen des Merkmals sind, dessen genotypische Grundlage vielleicht doch unberührt geblieben ist. Mit allem Vorbehalt können wir vorläufig fortfahren, mit dem Begriff der Gametenreinheit zu operieren. Definitiv und prinzipiell wird wohl die Entscheidung anders fallen.

Die Frage, ob die Gameten mit Bezug auf die Gene rein sind, oder ob doch die erbeinheitlichen Merkmale selbst rein, unbefleckbar, unbeeinflussbar, autonom sind, ist von weittragender Bedeutung. Die Annahme der Autonomie, der Festigkeit der Erbeinheiten führt notwendig zu der Annahme, daß neue Typen durch unvermitteltes Auftreten oder durch unvermitteltes Verschwinden von Genen, also stoßweise, entstanden sind und entstehen. Zu demselben Resultate scheint, wie wir gesehen haben, die moderne exakte Variationslehre zu führen. Die Konkordanz der Resultate der MENDELSchen Vererbungsforschung und der Variationsforschung ist das gewaltige Hauptresultat der modernen exakten biogenetischen Untersuchungen. Aber wir müssen uns hüten, es für definitiv zu halten. Sind nämlich die erbeinheitlichen Merkmale, d. h. ihre Gene nicht völlig autonom, sondern modifizierbar, dann können sie auch allmählich entstanden sein. Dies hat besonders DAVENPORT, wie mir scheint mit vollem Recht, hervorgehoben.

Eine zweite, doch wohl die größte Gruppe MENDELScher Fälle ist dadurch charakterisiert, daß in der ersten Hybridgeneration neben der vollkommenen Uniformität noch die Erscheinung der Dominanz auftritt. Die Erscheinung ist meist in demselben Maße verblüffend auffällig, wie die reinliche Spaltung der Merkmale in der  $F_2$ -Generation. Das eine, dominante Merkmal, unterdrückt, verdeckt das andre, rezessive Merkmal in der hybriden  $F_1$ -Generation in der äußeren Erscheinung vollständig.

Kreuze ich eine gelbe fünfbändige Gartenschnecke mit einem Exemplar der reinen ungebänderten, einfarbig gelben Rasse (Tafel I), so sind alle hybriden Nachkommen uniform und ausnahmslos einfarbig gelb ungebändert. Kreuze ich eine gelbe Schnecke mit einem Exemplar des reinen roten Biotypus, so sind alle Exemplare der  $F_1$ -Generation uniform und ausnahmslos rot. Dabei sind im vorliegenden Falle die bänderlosen Hybriden dem Aussehen nach absolut nicht



von dem bänderlosen Elter, die roten Hybriden absolut nicht von dem roten, reinrassigen Elter zu unterscheiden. Der bänderlose Zustand, die rote Farbe sind vollständig dominant; der gebänderte Zustand, die gelbe Farbe sind gänzlich rezessiv. Doch sind letztere, wie wir vorläufig sagen wollen, doch noch im latenten Zustand vorhanden, weil sie in der  $F_2$ -Generation wieder, und zwar in einem ganz bestimmten Prozentsatz in die Erscheinung treten.

Und nun die  $F_2$ -Generation für die Dominanzfälle.

Die uniforme, dominantmerkmallige Hybridgeneration  $F_1$  bildet reine Gameten. Beispiel: Unsere ungebänderten Schneckenhybriden  $F_1$  bilden Gameten mit dem Gen der Fünfbändrigkeit und solche mit dem Hemmungsgen in gleicher Zahl. Unsere roten heterozygotischen Tacheen erzeugen die Hälfte Gameten mit dem dominanten Erythrophen und die andre Hälfte mit dem rezessiven Leukogen. Bei der Befruchtung entstehen Zygoten in den drei für Monohybride schon erwähnten Gametenkombinationen in dem bekannten Zahlenverhältnis. Bezeichnen wir beispielsweise das dominante Erythrophen mit  $R$  und das rezessive Leukogen mit klein  $g$ , so entstehen

- $\frac{1}{4}$  Zygoten mit der Formel  $RR$ , Homozygoten, welche reinrassige rote Schnecken liefern;
- $\frac{2}{4}$  Zygoten mit der Formel  $Rg$  resp.  $gR$ , Heterozygoten, welchen das dominierende Erythrophen den Stempel aufdrückt, sie werden zu roten Bastarden, die sich aber äußerlich nicht von den reinrassigen roten Tieren unterscheiden lassen;
- $\frac{1}{4}$  Zygoten von der Formel  $gg$ , Homozygoten, mit Bezug auf das rezessive Merkmal gelb. Aus ihnen entstehen reinrassige gelbe Schnecken.

Das Zahlenverhältnis 1:2:1 bei fehlender Dominanz ändert sich also bei Dominanz in die Ratio 3:1. Es kommen drei dominantmerkmallige  $F_2$ -Individuen auf ein rezessivmerkmalliges, welches in allen Fällen immer einen reinen Biotypus darstellt. Unter den dominantmerkmalligen drei Ex. sind durchschnittlich immer zwei hybrid und nur eines genotypisch rein, d. h. homozygotisch. Die reinen lassen sich aber von den unreinen bei bloßer Inspektion nicht unterscheiden. Nur die Weiterzucht gibt Auskunft. Die Variationsstatistik aber wirft alle dominantmerkmalligen Individuen in einen Topf, obschon ihr Bestand nur einen Phaenotypus und keineswegs einen Biotypus repräsentiert.

Die Züchter fangen jetzt an, ausführliche Dominanztabellen zusammenzustellen.

Man hat untersucht, ob die dominanten Merkmale sonst etwas Gemeinsames haben. STANDFUSS und DE VRIES glaubten, daß die

dominanten Merkmale die phylogenetisch älteren seien. Das trifft für sehr viele MENDELSche Fälle sicherlich nicht zu. Dagegen dominiert in den allermeisten Fällen ein positives Merkmal über sein negatives Allelomorph, Behaartheit über Glattheit, Färbung über Farblosigkeit usw. Doch eine Ausnahme kennen Sie schon. Die Bänderlosigkeit dominiert bei unseren Tacheen auf der ganzen Linie über irgendeine Form der Bänderung. Hier wird wohl am besten die Bänderlosigkeit einem hemmenden Faktor zuzuschreiben sein.

Noch einige weitere Bemerkungen über die Heterozygotengeneration  $F_1$  bei Monohybriden. Sie tritt nicht nur intermediär oder dominantmerkmalig, sondern gelegentlich auch mit beiden elterlichen Merkmalen nebeneinander, als Mosaikform, auf. (In den meisten Fällen freilich ist Mosaikbildung eine genotypisch fest bedingte Erscheinung.) Wir können die örtlich wechselnde Dominanz von der zeitlich wechselnden unterscheiden. Der Wechsel kann ein einmaliger oder ein wiederholter, bzw. periodischer sein. Bei örtlich wechselnder Dominanz liegen die antagonistischen Merkmale der beiden Eltern nebeneinander; so können Fleckzeichnungen entstehen. Einmaligen Wechsel der Dominanz konstatierte ich beispielsweise in der  $F_1$ -Generation bei Kreuzung einer gewissen braunvioletten Form von *H. hortensis* mit einer gelben. Die Schale ist anfangs am Apex und an den oberen Windungen gelb, auf dem letzten Umgang wird sie braunviolett. — Bei der Kreuzung einer gewissen schwarzen, d. h. richtiger zusammenfließend gebänderten Form von *H. hortensis* mit einer ungebänderten zeigte die  $F_1$ -Generation teilweise wachstumsperiodisch wechselnde Dominanz, die in einer Tüpfelbänderung zum Ausdruck kam. Hierher gehört wohl auch die gesprenkelte männliche  $F_1$ -Generation, die DAVENPORT bei der Kreuzung eines japanischen Tosahahnes mit einer weißen Cochinchina-Bantam-Henne erhielt.

Von großer Wichtigkeit, besonders auch für den praktischen Züchter, sind folgende Erfahrungen und Überlegungen über die Heterozygotengeneration  $F_1$  bei MENDELScher, d. h. alternativer Vererbung. Die  $F_1$ -Rosa-Hybriden<sup>1</sup> zwischen den reinen weißen und roten Biotypen der Wunderblume *Mirabilis jalapa* lassen sich niemals rein züchten. Selektion ist völlig machtlos. Sie spalten bei Inzucht oder Selbstbefruchtung unabänderlich in  $\frac{1}{4}$  weiß,  $\frac{2}{4}$  rosa und  $\frac{1}{4}$  rot; die  $\frac{2}{4}$  rosa sind selbst wieder Heterozygoten und spalten selbst wieder usw. Wenn mir also daran liegt, einen großen Bestand von diesen Rosa-Wunderblumen zu erhalten, so ist es gänzlich

---

<sup>1</sup> Ich weiß nicht, ob die rosa-Form auch homozygotisch, als reine Rasse vorkommt.

irrationell, diese Form selbst weiter zu züchten. Ich muß vielmehr die weiße und die rote Stammmasse rein fortführen und beide jedes Jahr von neuem kreuzen, dann erhalte ich nicht nur einen halben, sondern einen vollen Bestand von Rosa-Wunderblumen.

Nach SHULL hat G. J. SIMPSON den Rekord in der Schweinezucht gewonnen, indem er die vollkommenste Form durch Kreuzung von zwei bestimmten reinen Stämmen erzielte. Er benützt aber wohlweislich diese Prachtkerle nicht zur Weiterzucht, sondern kehrt jährlich wieder zur Kreuzung der Originalstämme zurück. — Die schönen blauen Andalusierhühner — blau ist hier eine feine Mosaik von weiß und schwarz — erregen seit Dezennien den Ärger der Züchter. Trotz aller Selektion erfolgen immer und immer wieder Rückschläge. Die Jungen treten in 3 Farben auf: weiß, blau und schwarz. Selektion ist verlorene Liebesmüh. Wir wissen warum. Die Andalusier sind jetzt (von BATESON und PUNNETT) als mendelnde Heterozygoten erkannt. — Einen sehr interessanten Fall anderer Art hat BAUR neulich nachgewiesen, den Fall einer nur in Bastardform lebensfähigen, gelbblättrigen oder gelbweißen sog. »Aurea-Varietät« des Löwenmauls, *Antirrhinum majus* und einer Aurea-Varietät von *Pelargonium zonale*. Diese Varietäten sind mendelnde  $F_1$ -Heterozygoten von gelb und grün, bei denen die gelblichweiße Farbe, bedingt durch das Fehlen von Chlorophyll, über grün dominiert. Sie liefern  $\frac{1}{4}$  reinrassig grüne,  $\frac{1}{4}$  reinrassig gelbe und  $\frac{2}{4}$  heterozygotisch gelbe Nachkommen. Die gelben Homozygoten gehen, wenn sie überhaupt keimen, samt und sonders als ganz junge Keimpflänzchen an Chlorophyllmangel zugrunde, so daß der lebenskräftige Bestand der Nachkommenschaft aus  $\frac{2}{3}$  gelben Bastarden und  $\frac{1}{3}$  reinrassigen grünen Pflanzen besteht. Auch die gelben Mäuse sind samt und sonders Heterozygoten (CUÉNOT).

Über den Di-, Tri- usw. und Polyhybridismus bei alternativer Vererbung will ich mich ganz kurz fassen. Es ist ein Hauptresultat der MENDELSchen Forschung, daß auch in diesen Fällen die erbeinheitlichen Merkmale, oder besser ihre Gene, sich in der großen Mehrzahl der Fälle autonom, unabhängig verhalten. Ich kann sie bei der Kreuzung frei kombinieren und aus den Bastarden bei Inzucht oder Selbstbefruchtung oder durch Rückkreuzung wieder trennen oder abspalten. Habe ich die Dominanzverhältnisse ermittelt, so kann ich die Zusammensetzung und das Zahlenverhältnis der einzelnen Kombinationen für die  $F_2$ -,  $F_3$ -,  $F_4$ - usw. Generationen vorausberechnen, und die Fälle der tatsächlichen Übereinstimmung der Zuchtergebnisse mit der theoretischen Berechnung innerhalb der Fehlergrenzen sind jetzt schon außerordentlich zahlreich. Ein einfacher Fall von



Dihybridismus ist auf Tafel II für zwei Varietäten von *Zea Mays* dargestellt. Die  $F_1$ -Generation ist auch hier überall uniform. Ihr Aussehen, sowie die Zusammensetzung der aufspaltenden folgenden Generationen wird durch folgende Faktoren bestimmt, die ich für den einfachsten Fall des Dihybridismus anführe.

Die Prävalenz- oder Dominanzregel gilt für beide Merkmalspaare oder nur für eines oder für keines von den beiden. In diesem letzteren Falle sind also die beiden Gene eines jeden Paares äquipotent oder äquivalent.

Der häufigste Fall ist wohl derjenige der kompletten Dominanz. In diesem Falle kommt es darauf an, ob die beiden dominanten Merkmale bei dem einen, die beiden rezessiven bei dem andern zur Kreuzung benutzten Biotypus vorkommen oder ob der eine Biotypus das dominante Gen des einen, der zweite das dominante Gen des andern Merkmalspaares enthält. Im letzteren Falle zeigt die  $F_1$ -Generation ein neues Gewand. Nehmen wir an, wir kreuzen ein Exemplar der reinen gelben, ungebänderten Varietät von *Helix nemoralis* mit einem Exemplar der reinen roten, einbänderigen Rasse. Rot ist dominant über gelb, Bänderlosigkeit über Bänderung. Die Nachkommenschaft, d. h. sämtliche Individuen der  $F_1$ -Generation, ist uniform rot und ungebändert. Das ist ein Novum. Es werden von diesen Heterozygoten vier Sorten von reinen Gameten gebildet, durchschnittlich in der gleichen Zahl; der Kürze halber bezeichnet als  $\frac{1}{4}$  rote und gebänderte,  $\frac{1}{4}$  rote und ungebänderte,  $\frac{1}{4}$  gelbe und gebänderte und  $\frac{1}{4}$  gelbe und ungebänderte. Bei der Befruchtung entstehen 16 verschiedene Gametenkombinationen, d. h. Zygoten von durchschnittlich gleicher Häufigkeit. Infolge der vollkommenen Dominanz von rot über gelb, Bänderlosigkeit über Bänderung lassen sich aber äußerlich nur 4 Typen unterscheiden, nämlich rote ungebänderte, rote gebänderte, gelbe ungebänderte und gelbe gebänderte Schnecken. Für solche Fälle in entsprechender Reihenfolge gilt das Zahlenverhältnis 9 : 3 : 3 : 1. Von diesen Typen ist nur der letzte, der gelbe mit dem Band, das Kreuzungsnovum der  $F_2$ -Generation, ein homozygoter, ein reiner Biotypus, der sich bei Inzucht konstant zeigt. Erweist er sich als vorteilhaft, entspricht er den Intentionen des Züchters, so ist dieser glücklich, wenn auch die neue Form nur in noch so wenigen Exemplaren, nur in einem auf 16, auftritt. Die andern 3 Typen sind trügerische Scheintypen, sind Phänotypen. Die rote ungebänderte Maske verbirgt neun voneinander verschiedene, die rote gebänderte und die gelbe ungebänderte je 3 verschiedene innere Kombinationen von Genen. Die Variationsstatistik kennt nur die 3 Masken, sie unterscheidet nicht die 15 innerlich verschiedenen Kombinationen.

Bei Trihybriden gibt es bei vollkommener Dominanz und vollkommener Spaltbarkeit und freier Kombination in der  $F_2$ -Generation schon 64 verschiedene Kombinationen bei 8 Phänotypen.

Bei Heptahybriden 16384 Kombinationen, 128 verschiedene Phänotypen, worunter nur 1 konstanter reiner Biotypus.

Doch uns interessieren heute schon mehr, wie BATESON mit Recht sagt, die Ausnahmen als die Regeln. Sie sind die mit Spannung erwarteten Preisrätsel, bei deren Lösung immer wieder neue, unerwartete, fruchtbare Gesichtspunkte zutage treten.

Unter vielen Beispielen nur eines, das sich auf den sogenannten Kreuzungsatavismus oder die Kryptomerie (CZERMAK) bezieht. Für diese Erscheinung haben zuerst CORRENS und CUÉNOT die zutreffende Erklärung gefunden.

Kreuzt man gewisse weißblühende Erbsensorten (*Lathyrus odoratus*), von denen jede bei Inzucht oder Selbstbestäubung konstant weiß blüht, so blüht die  $F_1$ -Generation rot. Die  $F_2$ -Generation besteht dann aus rot- und weißblühenden im ungewöhnlichen Zahlenverhältnis 9:7. Da 16 die Zahl der Kombinationen ist, die man bei dihybrider Kreuzung erhält, so bestand die Vermutung, daß die beiden Sorten sich durch zwei Paar Allelomorpha unterscheiden. Die Sache liegt nun so, daß jeder der beiden weißblühenden Biotypen einen an sich farblosen Farbenkomponenten enthält, der nur, wenn er sich mit dem andern vereinigt, die rote Farbe hervorruft. Es handelt sich also um zwei komplementäre Faktoren oder Gene. Man kann sich die Sache mit BAUR so vorstellen, daß der eine Biotypus vielleicht eine farblose Vorstufe des Farbstoffes, etwa einen Leukokörper enthält, welcher bei Einwirkung eines andern, im zweiten Biotypus gebildeten, ebenfalls farblosen Stoffes, etwa eines Enzyms, die rote Farbe erzeugt. Oder eine noch gröbere Analogie. Die farblose Kaliumjodidlösung gibt mit der farblosen konzentrierten Sublimatlösung einen roten Quecksilberjodidniederschlag. Man weiß jetzt, daß durch das Hinzutreten eines dritten Faktors, des blauen Faktors, der für sich allein keine Wirkung hervorruft, die rote Farbe bei *Lathyrus* in Purpur verwandelt wird, die Blütenfarbe der wilden sizilianischen Stammform, so daß wir bei den für Trihybriden charakteristischen 64 verschiedenen Kombinationen in der  $F_2$ -Generation anstatt 8 Kategorien nur 3, nämlich purpurne, rote und weiße erhalten, alle 3 sind Phänotypen. Anstatt des Zahlenverhältnisses 27:9:9:9:3:3:3:1 erhalten wir das ungewohnte Zahlenverhältnis 27:9:28. Bezeichnen wir die beiden ersten komplementären Faktoren, deren Vereinigung rot macht, als *A* und *B* und den dritten, rot in purpur verwandelnden als *C*, so kann also *C* nur wirken, wenn *A* und *B* schon da

sind. Eine Pflanze  $AC$  blüht weiß, ebenso eine Pflanze  $C$  oder eine Pflanze  $BC$ ; selbstverständlich werden hier nicht etwa die Stoffe vererbt, sondern die Fähigkeiten, sie zu bilden und die drei Paar Allelomorpha wären etwa die folgenden:

$A$ : Fähigkeit zur Bildung eines Leukokörpers,

$a$ : Fehlen dieser Fähigkeit,

$B$ : Fähigkeit zur Bildung eines den Leukokörper rot färbenden Enzyms,

$b$ : Fehlen dieser Fähigkeit,

$C$ : Fähigkeit zur Bildung eines den roten Farbstoff in Purpur verwandelnden Stoffes,

$c$ : Fehlen dieser Fähigkeit.

Die durch das Experiment und seine richtige Deutung gewonnene Einsicht ist nach manchen Richtungen hin überaus wertvoll, besonders in Hinsicht auf die dunklen Begriffe Latenz und Atavismus. Im vorliegenden Falle gibt es keine Latenz im Sinne eines Schlummerzustandes oder von Inaktivität, so wenig als das Wasser im Sauerstoff oder im Wasserstoff latent enthalten ist. Die Faktoren  $A$ ,  $B$ ,  $C$  sind, wenn überhaupt vorhanden, im aktiven Zustande vorhanden, wirken aber erst, wenn sie sich vereinigen, wie  $O$  und  $H$  nur bei ihrer Vereinigung Wasser bilden. Es handelt sich auch nicht um Atavismus im gewöhnlichen Sinne, um Neuauftreten alter verschwundener Merkmale. Die Faktoren  $A$ ,  $B$ ,  $C$  sind in den betreffenden Biotypen immer vorhanden gewesen und wenn sie bei zufälligen Kreuzungen zusammentrafen, traten immer die entsprechenden Färbungsreaktionen als »Rückschläge« ein.

Auch nach einer andern Richtung eröffnen die beim Studium der alternativen Vererbung gewonnenen Einblicke neue Horizonte, indem sie zeigen, daß Formbildung phylogenetisch nicht immer auf dem Wege der Synthese erfolgte. Die Stammform unsrer Erbsenrassen blüht purpurn,  $ABC$ . Durch Schwund des Faktors  $C$  entstand die rotblühende Erbsenrasse, durch Schwund von  $A$  oder  $B$  die weißblühende. Es gibt auch weißblühende Rassen, bei denen alle drei Faktoren verschwunden sind. Wir müssen uns an die Arbeit machen, um genauer den Umfang der Rolle zu untersuchen, welche die Analyse, der Abbau, als differenzierender Faktor spielt (BATESON, SHULL).

Die Begriffe Latenz und Atavismus sind, wie JOHANNSEN mit Recht sagt, in voller Auflösung begriffen. Die ersten Versuche zu einer genaueren Analyse auf experimenteller Grundlage verdanken wir BATESON und dann besonders SHULL.

**Latenz.** SHULL unterscheidet vier Arten von Latenz. Die



erste, Latenz infolge Separation, kennen wir schon. Ein positives Allelomorph kann für sich allein keine äußere Manifestation hervorrufen, es wird erst patent, wenn es mit einem andern zusammentrifft. Bei diesem Latenztypus entstehen bei Dihybriden anstatt der theoretischen 9:3:3:1 die Zahlenverhältnisse 9:3:4 oder 9:7, bei Trihybriden anstatt der Ratio 27:9:9:9:3:3:3:1 die Zahlenverhältnisse 27:9:9:3:16 und 27:9:28.

Ein zweiter Typus ist nach SHULL die Latenz infolge Kombination. Ein positives, dominantes Gen *A* bedingt ein bestimmtes sichtbares Merkmal, nur wenn es heterozygotisch mit seinem Antagonisten *a* zusammen vorkommt. Verbinden sich zwei Gameten mit dem dominanten Gen *A* zu einer Homozygote *AA*, so wirken die identischen Gene hemmend aufeinander ein und es gelangt das Merkmal nicht zur Manifestation. Es entstehen bei diesem Latenztypus die Zahlenverhältnisse 1:1; 3:3:2; 18:18:6:6:16.

Einen dritten Typus bildet die Latenz infolge Hypostasis (BATESON). Ein Merkmal ist zwar vorhanden, aber kann nicht unterschieden, nicht gesehen werden, weil es von einem andern Merkmal verdeckt wird. Schwarzes Pigment verbirgt, verdeckt braunes; dunkel orange läßt daneben existierendes gelb nicht zur Geltung kommen. Es kann so das Zahlenverhältnis 12:3:1 zustande kommen.

Eine vierte Form von Latenz ist die Modifikations- oder Fluktuationslatenz. Beispielsweise kann eine Eigenschaft (Modifikation), die beim Elter infolge günstiger Lebenslage voll entfaltet war, beim Kinde infolge ungünstiger Lebenslage verkümmert sein, aber beim Enkel infolge günstiger Lebenslage sich wieder voll und ganz manifestieren.

**Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes.** Es ist wohl fast selbstverständlich, daß sich beim Fortschreiten der MENDELschen Erblchkeitsforschung verschiedenen Biologen die Frage aufdrängte, ob nicht — im Gegensatz zu einer weitverbreiteten Ansicht — das Geschlecht erblich und von besonderen, festen, geschlechtsbestimmenden Genen in den Gameten abhängig sei. Eine solche Frage schien schon deshalb berechtigt, weil die Evidenz vieler Tatsachen im Laufe der Zeit immer zwingender zu der Überzeugung führte, daß das Geschlecht, um die HÄCKERSche Terminologie anzuwenden, program bestimmt sei, d. h. daß die Gameten schon vor der Befruchtung für ein bestimmtes Geschlecht determiniert seien. Dieser Auffassung stehen die beiden andern gegenüber, daß die Geschlechtsbestimmung erst bei der Befruchtung erfolge (syngame Geschlechtsbestimmung) oder daß über das Geschlecht erst

nach der Befruchtung, während der Entwicklung entschieden werde (epigame Geschlechtsbestimmung), wobei äußere Faktoren maßgebend wären (Temperatur, Nahrung usw.). Eine epigame Geschlechtsbestimmung hat jedoch bis jetzt in keinem einzigen Falle einwandfrei nachgewiesen werden können.

Der Gedanke lag ferner nahe, zu untersuchen, ob sich nicht Männlichkeit und Weiblichkeit wie Allelomorpha verhalten und ob nicht das Geschlecht irgend einer Form der alternativen Vererbung gehorche.

Dabei war aber selbstverständlich der Gedanke ausgeschlossen, daß Hermaphroditen Geschlechtsbastarde seien, denn die getrennt geschlechtlichen Organismen erzeugen ja immer wieder getrennt geschlechtliche Nachkommen. Was das Zahlenverhältnis der beiden Geschlechter anbetrifft, so ist der häufigste Fall der, daß sich Männchen und Weibchen ungefähr wie 1:1 verhalten. Suchen wir nach einer solchen Ratio unter den verschiedenen Fällen MENDELscher Vererbung, so finden wir sie nur bei dem Fall fortgesetzter Rückkreuzung von  $F_1$ -Hybriden mit einer der beiden reinen Ausgangsformen. Das führt zu der weiteren Frage, ob nicht vielleicht das eine Geschlecht aus dominantmerkmalligen Heterozygoten und das andre aus Homozygoten mit Bezug auf das rezessive Merkmal bestehen.

Bei der Untersuchung der ganzen Frage mußte man sich beständig vor Augen halten, daß die männlichen und weiblichen Gameten — eine sichere Errungenschaft der biologischen Forschung — wesensgleich sind, daß der Unterschied zwischen männlichen und weiblichen Gameten nur sekundärer funktioneller Natur ist, auf Arbeitsteilung mit Bezug auf die Sicherung der Befruchtung, beruht. Eine männliche Zygote kann weibliche Merkmale oder Merkmale der großmütterlichen Rasse übertragen, wie eine weibliche männliche Merkmale oder Eigenschaften der großväterlichen Rasse. Die weiblichen Gameten der Mutter können beispielsweise genotypisch ausgeprägte sekundäre Geschlechtsmerkmale, z. B. einen bestimmten Bartcharakter, des Großvaters, auf den Sohn übertragen. Es kann also, und zwar a priori jeweils in der gleichen Zahl, männliche Gameten mit weiblichen Genen, ebensolche mit männlichen Genen, Eier mit Genen der Weiblichkeit und solche mit Genen der Männlichkeit geben.

Von auf die Geschlechtsvererbung gerichteten bedeutungsvollen experimentellen Untersuchungen wollen wir diejenigen von CORRENS und DONCASTER und RAYNOR resümieren.

CORRENS experimentierte mit Kürbisgewächsen der Gattung

*Bryonia*. *Bryonia dioica* ist zweihäusig, d. h. wird repräsentiert einerseits durch Pflanzen mit nur männlichen, anderseits durch Pflanzen mit nur weiblichen Blüten. Die Pflanzenindividuen von *Bryonia alba* sind einhäusig, d. h. sie tragen sowohl männliche wie weibliche Blüten. CORRENS ging von der Annahme aus, daß das Geschlecht nicht epigamisch bestimmt wird, ferner von der Annahme, daß in jeder Gamete Gene für beide Geschlechter vorkommen. Die Gameten können nun a priori verschiedener Art sein. Männliche und weibliche Tendenz können im Gleichgewicht sein, dann sind die Gameten mit Bezug auf die Geschlechtsbestimmung neutral, indifferent; oder es kann die eine Tendenz überwiegen, dann sind sie entweder mit bestimmter männlicher, oder mit bestimmter weiblicher Tendenz. Eine weitere Supposition von CORRENS, die wohl kaum zu beanstanden ist, ist die, daß sämtliche Gameten, männliche und weibliche, der einhäusigen Pflanzen, die Tendenz zur Einhäusigkeit besitzen. Unbekannt ist vorläufig die Tendenz der Gameten der zweihäusigen Pflanzen. Um diese zu ermitteln, kreuzte CORRENS zunächst (Versuch I)

*Bryonia dioica* ♀  $\times$  *B. alba* (monoecisch) ♂

und erhielt lauter (100 %) weibliche Pflanzen.

Dieser Versuch zeigt zunächst, daß Dioecie über Monoecie dominiert; dann zeigt er, daß die weiblichen Gameten von *Bryonia dioica* vor der Befruchtung, progam, schon eine bestimmte Geschlechtstendenz gehabt haben müssen, und zwar offenbar alle dieselbe, nämlich die weibliche.

Es galt nun zu entscheiden, welche Tendenz die männlichen Gameten von *Bryonia dioica* haben. CORRENS kreuzte nun (Versuch II)

*Bryonia dioica* ♀  $\times$  *Bryonia dioica* ♂

und erhielt die erwarteten 50 % Weibchen und 50 % Männchen.

Dieser Versuch zeigt zunächst nur, daß, wenn zwar die weiblichen Gameten samt und sonders die weibliche Tendenz besitzen, diese nicht ausschlaggebend, nicht entscheidend ist, sondern daß bei der Entscheidung auch die männlichen Gameten eine Rolle spielen. Die Entscheidung über das Geschlecht erfolgt offenbar syngam.

Dritter Versuch: *Bryonia alba* ♀  $\times$  *Bryonia dioica* ♂.

Es entstehen 50 % männliche und 50 % weibliche Bastarde.

Dieser Versuch bestätigt zunächst, daß die Dioecie über die Monoecie dominiert. Sodann zeigt er, daß die männlichen Gameten von *Bryonia dioica* nicht gleichartig sein können, sonst müßte auch die Nachkommenschaft gleichartig, uniform ausfallen. Es müssen die männlichen Gameten der *B. dioica* zur Hälfte die männliche und



zur Hälfte die weibliche Tendenz besitzen. Damit ist aber die Erscheinungsreihe noch nicht völlig erklärt, wie die Betrachtung folgender Formel ergibt:

$$100 \text{ } \text{♀} \text{ Gameten (w)} \times \begin{cases} 50 \text{ } \text{♂} \text{ Gameten (m)} = \text{Nachkommenschaft A.} \\ 50 \text{ } \text{♂} \text{ " (w)} = \text{Nachkommenschaft B.} \end{cases}$$

Daß die Nachkommenschaft *B* ( $\text{♀ [w]} \times \text{♂ [w]}$ ) aus lauter Weibchen bestehen muß, liegt auf der Hand. Anders liegt die Sache bei der Nachkommenschaft *A*. Nehmen wir nämlich einen Augenblick an, bei der Vereinigung der weiblichen Gamete  $\text{♀ (w)}$  mit weiblicher Tendenz mit der männlichen Gamete  $\text{♂ (m)}$  mit männlicher Tendenz, seien die beiden antagonistischen Tendenzen gleich stark, so wird der Zufall die syngamische Entscheidung hervorrufen und wir erhalten im Durchschnitt auf 50 Nachkommen 25 Weibchen und 25 Männchen. Dann bekommen wir aber für die ganze Nachkommenschaft ( $A + B = 100$ ) zu viel Weibchen (75) und zu wenig Männchen (25). Dagegen erhalten wir das empirische Zahlenverhältnis (50 : 50) wenn wir annehmen, daß bei der Befruchtung in der Zygote die männliche Tendenz der männlichen Gameten  $\text{♂ (m)}$  über die weibliche Tendenz der Eier  $\text{♀ (w)}$  dominiert.

Setzen wir die hier über die Vererbung des Geschlechtes gewonnene Erfahrung — sie ist in CAMBRIDGE unter BATESONS Leitung nachgeprüft und bestätigt worden — mit den Erfahrungen über alternative Vererbung in Beziehung, so würden die Weibchen rezessive Homozygoten und die Männchen dominantmerkmale Heterozygoten sein. Die Weibchen liefern nur  $\text{♀}$  Gameten mit der rezessiven Weiblichkeitstendenz, die heterozygotischen Männchen liefern die Hälfte Gameten mit der rezessiven Weiblichkeitstendenz und die andre Hälfte Gameten mit der dominanten Männlichkeitstendenz, es entstehen 50  $\text{♀}$  und 50  $\text{♂}$  Zygoten. Die reine dominantmerkmale Rasse  $m \times m$  ist nicht möglich, da das dominante Merkmal der Männlichkeitstendenz nur bei männlichen Gameten vorkommt und männliche Gameten untereinander keine Zygoten bilden können.

Die genauere Analyse der Erblichkeitserscheinungen bei *Bryonia* im hier auseinandergesetzten Sinne ergibt einige Schwierigkeiten, die CORRENS selbst und sodann BATESON hervorgehoben haben, die aber an der Hauptsache, daß die Geschlechtsbildung bei *Bryonia* eine einfache Erscheinung alternativer Vererbung ist, nichts zu ändern vermögen.

BATESON hat gezeigt, daß auch eine andre Auffassung, innerhalb des Rahmens der alternativen Vererbung, den Tatsachen ebenso gerecht wird, nämlich die Annahme, daß die Tendenz zur Weiblichkeit

dominant ist, daß also die Weibchen die Heterozygoten, die Männchen die Homozygoten sind.

*Br. dioica* ♀ würde produzieren von 100 ♀ Gameten  $\left\{ \begin{array}{l} 50 \% W \\ 50 \% m \end{array} \right.$

*Br. dioica* ♂ würde produzieren 100% ♂ Gameten

*Br. alba* ♀ würde produzieren von 100 ♀ Gameten  $\left\{ \begin{array}{l} 50 \% W \\ 50 \% m \end{array} \right.$   
von 100 ♂ Gameten 100% W

Die Kreuzung würde ergeben, wie oben,

bei Versuch I. *Br. dioica* ♀ × *Br. alba* ♂ = homozygotische Weibchen (WW) und heterozygotische Weibchen (Wm);

bei Versuch II *Br. dioica* ♀ × *Br. dioica* ♂ =  $\frac{1}{2}$  heterozygotische Weibchen (Wm) und  $\frac{1}{2}$  Männchen (mm);

bei Versuch III *Br. alba* ♀ × *Br. dioica* ♂ =  $\frac{1}{2}$  heterozygotische weibliche Pflanzen (Wm) und  $\frac{1}{2}$  männliche (mm).

Die andre wichtige Untersuchungsreihe über Vererbung des Geschlechtes, über die ich Ihnen referieren will, — wir verdanken sie L. DONCASTER (und RAYNOR) — ist in England an dem zierlichen Stachelbeerspanner *Abraxas grossulariata* angestellt worden. Es existiert von dieser Schmetterlingsart eine sehr seltene rezessive Varietät, var. *lacticolor*, ausgezeichnet durch starke Verkleinerung und etwas verschiedene Form der schwarzen Flecken. Diese Varietät war lange Zeit nur in weiblichen Exemplaren bekannt. Es wurden folgende Kreuzungen angestellt:

- 1) *lact.* ♀ × *gross.* ♂ ergab als  $F_1$  *gross.* ♂ und *gross.* ♀
- 2)  $F_1$  *gross.* (*lact.*) ♀ ×  $F_1$  *gross.* (*lact.*) ♂ ergab *gross.* ♂, *gross.* ♀ *lact.* ♀ (keine *lact.* ♂!)
- 3) *lact.* ♀ ×  $F_1$  *gross.* (*lact.*) ♂ ergab *gross.* ♂ und ♀ *lact.* ♂ und ♀ ungefähr in gleicher Zahl (die *lacticolor* ♂ waren die ersten, die überhaupt zur Beobachtung gelangten).
- 4)  $F_1$  *gross.* (*lact.*) ♀ × *lact.* ♂ ergab *gross.* ♂ und *lact.* ♀
- 5) *lact.* ♀ × *lact.* ♂ ergab *lact.* ♀ und ♂.

Die auffälligsten und vor allem erklärungsbedürftigen Ergebnisse dieser Kreuzungsversuche sind die von Versuch 3 und 4.

Nach wiederholten Erklärungsversuchen von DONCASTER und BATESON zeigten BATESON und PUNNETT, daß folgendes die einfachste und erschöpfendste Darstellung des Tatsachenkomplexes ist: Es handelt sich um einen Fall alternativer Vererbung, bei dem das Gen der Weiblichkeit über das Gen der Männlichkeit und das *Grossulariata*-Gen über das *Lacticolor*-Gen dominieren. Alle Weibchen sind dominantmerkmale Heterozygoten und erzeugen gleich viel weibliche Gameten mit weiblicher wie solche mit männlicher

Eltern ( $P_1$ -Generation)	Kon- stitution	Gameten	Zygoten Nachkommen $F_1$ . Theoretische Erwartung	Tatsächliches Züchtungsergebnis
<i>Lacticolor</i> (l) Weibchen ♀ <i>Grossulariata</i> (G) Männchen ♂	ll ♀ ♂ GG ♂ ♂	Eier: l (W) l (m) <sup>1</sup> Spermien: G (m) G (m)	lG (Wm) = <i>Gross.</i> ♀ lG (mm) = <i>Gross.</i> ♂	50 <i>Gross.</i> Weibchen 45 <i>Gross.</i> Männchen
$F_1$ -Heterozyg. (lG) Weibchen ♀	Gl ♀ ♂	Eier: G (m) l (W)	lG (Wm) = <i>Gross.</i> ♀	4 <i>Gross.</i> Weibchen 7 <i>Lactie.</i> Weibchen 14 <i>Gross.</i> Männchen
$F_1$ -Heterozyg. (lG) Männchen ♂	Gl ♂ ♂	Spermien: G (m) l (m)	ll (Wm) = <i>Lactie.</i> ♀ Gl (mm) = <i>Gross.</i> ♂ GG (mm) = <i>Gross.</i> ♂	
<i>Lactie.</i> (l) Weibchen ♀	ll ♀ ♂	Eier: l (W) l (m)	ll (Wm) = <i>Lactie.</i> ♀ lG (Wm) = <i>Gross.</i> ♀ lG (mm) = <i>Gross.</i> ♂ ll (mm) = <i>Lactie.</i> ♂	70 <i>Lactie.</i> Weibchen 62 <i>Gross.</i> Weibchen 63 <i>Gross.</i> Männchen 65 <i>Lactie.</i> Männchen
$F_1$ -Heterozygote (lG) Weibchen ♀	lG ♀ ♂	Eier: l (W) G (m)	ll (Wm) = <i>Lactie.</i> ♀ ll (Wm) = <i>Lactie.</i> ♀ Gl (mm) = <i>Gross.</i> ♂ lG (mm) = <i>Gross.</i> ♂	130 <i>Lactie.</i> Weibchen 145 <i>Gross.</i> Männchen
<i>Lactie.</i> (l) Männchen ♂	ll ♂ ♂	Spermien: l (m) l (m)		
<i>Grossul.</i> Weibchen aus d. freien Natur. Voraussetzung: Gl ♀ ♂ <i>Lactie.</i> (l) Männchen ♂	Gl ♀ ♂ ll ♂ ♂	Eier: G (m) l (W) Spermien: l (m) l (m)	Gl (mm) = <i>Gross.</i> ♂ Gl (mm) = <i>Gross.</i> ♂ ll (Wm) = <i>Lactie.</i> ♀ ll (Wm) = <i>Lactie.</i> ♀	19 <i>Gross.</i> Männchen 52 <i>Lactie.</i> Weibchen

<sup>1</sup> (W) Gameten mit dominanter weiblicher, (m) Gameten mit rezessiver männlicher Tendenz.



Tendenz, alle Männchen sind rezessivmerkmalige Homozygoten und erzeugen Spermatozoen mit nur männlicher Tendenz. Und nun noch die weitere Annahme, daß bei der Oogenesis eine Repulsion, eine Incompatibilität besteht zwischen dem Gen der Weiblichkeit und dem *Grossulariata*-Gen, so daß nur die männlichen Eier das *Grossulariata*-Gen und nur die weiblichen Eier das *Lacticolor*-Gen enthalten.

Die vorstehende Tabelle (S. 48) gestattet einen Vergleich zwischen den empirischen Resultaten der Kreuzungsversuche und den unter Zugrundelegung des BATESON-PUNNETTschen Erklärungsversuches theoretisch zu erwartenden Befunden.

Es muß hier auch darauf hingewiesen werden, daß mehrere Forscher auf dem Gebiete der Zellen- und Befruchtungslehre (voran WILSON) unabhängig von einander und unbeeinflusst durch die angeführten Resultate der (zeitlich späteren) experimentellen Forschung zu der Ansicht gelangten, daß die Bestimmung des Geschlechtes eine Erscheinung der alternativen (MENDELSchen) Vererbung sei. Hierüber wird bei einer andern Gelegenheit berichtet werden.

**Die Xenien.** Es wurde schon lange und vielfach die Beobachtung gemacht, daß bei Kreuzungen verschiedener Pflanzenrassen die befruchtenden männlichen Gameten väterliche Eigenschaften, also z. B. auch die besondern Eigenschaften der väterlichen Rasse, nicht bloß auf die weiblichen Gameten und damit auf den Embryo und die sich daraus entwickelnde Pflanze übertragen, sondern auch auf das das befruchtete Ei und den Embryo umhüllende Gewebe der mütterlichen Pflanze. Als ein solches mütterliches Gewebe wurde auch das Endosperm betrachtet, welches in vielen Pflanzenfrüchten den Embryo einschließt und ein Nährgewebe darstellt. Durch die schönen Untersuchungen von CORRENS (1899, 1901) ist nun zuerst für *Zea Mays* sicher festgestellt worden, daß derartige Übertragungen — Xenien, Gastgeschenke nennt sie die *scientia amabilis* — tatsächlich vorkommen. Befruchtet man die Blüten eines Blütenstandes der Maisrasse *Zea mays alba*, deren Körner weißgelb aussehen, weil das weißgelbe Endosperm durch die durchsichtige ungefärbte Schalenhaut durchschimmert, mit Pollen der Rasse *Zea mays coerulesco-dulcis*, deren Endosperm schwarzblau ist, so entwickeln sich aus den Blüten am Maiskolben schwarzblaue Fruchtkörner. Der Pollen hat also auch das vermeintlich »mütterliche« Gewebe, das Fruchtsperm, beeinflußt.

Das Vorkommen der Xenien war nun vom Standpunkte der modernen Vererbungs- und Befruchtungslehre eine durchaus unerklärliche Erscheinung, wenn man sich des bis heute allgemein als gesichert geltenden Resultates der cytologischen Befruchtungsforschung erinnerte, daß ein pflanzlicher oder tierischer Organismus bei der

geschlechtlichen Fortpflanzung ausschließlich aus einer befruchteten Eizelle (Zygote) hervorgeht, und daß eine Befruchtung nur zwischen Fortpflanzungszellen, nämlich durch Vereinigung eines Spermatozoons (Mikrogamete) mit einer Eizelle (Makrogamete) zustande kommt. Fast gleichzeitig nun mit dem CORRENSschen sichern Nachweis des wirklichen Vorkommens der Xenien fanden NAWASCHIN und GUIGNARD auch die Erklärung der Erscheinung. Sie wiesen nämlich nach, daß durch die Bestäubung der Blüte ein wirklicher Doppelbefruchtungsvorgang eingeleitet wird. Der Embryosack enthält zwei Arten von weiblichen Geschlechts- oder Vorkernen, einen Eikern und einen (doppelten) Endospermkern. Der Pollenschlauch bringt aber ebenfalls — wie schon lange bekannt — zwei Kerne in den Embryosack mit, die als männliche Geschlechts- oder Vorkerne bezeichnet werden können. Nun verschmilzt der eine der männlichen Vorkerne mit dem Eikern zum befruchteten Kern der Eizelle, aus welcher der Embryo und später die junge Pflanze hervorgehen wird, der andre männliche Vorkern aber verschmilzt mit einem der beiden Kerne des Endosperms zu einem Nucleus, welcher die Kerne des mithin ebenfalls befruchteten Endosperms liefert. Die Frucht enthält also gewissermaßen eine Zwillingsbildung; der eine Zwilling ist der entwicklungsfähige Embryo, der andre ist der abortive Endospermembryo, dessen Bedeutung ganz in der Ernährung des ersteren aufgeht. Da auch der Endospermembryo aus einem Befruchtungsakt hervorgeht, bei welchem der männliche Vorkern aus demselben Pollenschlauche und von der nämlichen Pflanze herrührt, wie der die Eizelle befruchtende männliche Vorkern, so wundern wir uns nicht, daß das Endosperm des Fruchtkerns ebensogut Eigenschaften der Pflanze aufweisen kann, von der der befruchtende Pollen herrührt, wie die Keimpflanze selbst. Es geht aus dem Vorstehenden ohne weiteres hervor, daß es ebensogut Endospermbastarde wie Keimpflanzenbastarde geben kann und daß mithin erstere ebensogut den MENDELSchen Regeln folgen können, wie letztere.

Daß solche Endospermbastarde den Regeln der alternativen Vererbung folgen, hat CORRENS nachgewiesen. Die beiden genannten Maisvarietäten *alba* und *coeruleo-dulcis* unterscheiden sich durch folgende Endospermmerkmale 1) die Farbe: weißgelb bei *alba*, blau bei *coeruleo-dulcis*, 2) die Form: glatt bei dem erstern, runzlich bei dem letztern Biotypus. Glatt dominiert über runzlich, blau über weiß. Diese Maiskolbenbastarde gehören zu den schönsten Demonstrationsobjekten für alternative Vererbung bei Dihybriden, besonders was die  $F_2$ -Generation anbetrifft; denn wir sehen hier die ganze Population übersichtlich in dem charakteristischen Zahlenverhältnis



der verschiedenen Körner-Typen auf einem und demselben Maiszapfen zur Revue aufgestellt (Taf. II).

Die heterozygoten (blauen) Körner zeigen dabei eine schwankende Menge Blau und zwar interessanterweise »viel mehr, wenn die blaue Sorte als Mutter, als wenn sie als Vater gedient hat. Ausnahmsweise treten die Merkmale der Eltern mehr oder weniger unvermittelt, als Mosaik, nebeneinander beim selben Korn auf.«

Für die Frage nach der Vererbung somatogener Eigenschaften ist die Lösung des Xenienrätsels insofern von Bedeutung, als hier ein Fall der Übertragung bestimmter Eigenschaften vom Keim auf umliegendes Gewebe (also umgekehrt wie bei der problematischen somatischen Beeinflussung des Keimes durch das umliegende Gewebe) als illusorisch eliminiert worden ist. Das Gemeinsame für beide Fälle wäre erbliche Beeinflussung nebeneinanderliegender Körperteile gewesen, die zu einander in keinem direkten genetischen Verhältnisse stehen.

**Intermediäre Vererbung.** Nun noch einige Worte über die intermediäre Vererbung. Sie herrscht im allgemeinen bei Art- und Gattungsmerkmalen. Ihre ganz exakte experimentelle Analyse wird durch zwei Umstände außerordentlich erschwert resp. verunmöglicht. Erstens dadurch, daß sich die beiden zu kreuzenden Formen meist durch dermaßen zahlreiche, fein vermischte und häufig stark fluktuierende Merkmale unterscheiden, daß es, wie z. B. bei Schmetterlingen, fast unmöglich wird, jedes einzelne Merkmal scharf zu unterscheiden und im Auge zu behalten. Man ist dann im wesentlichen auf den Gesamteindruck, den Habitus, angewiesen. Sodann sind, wenigstens im Tierreich, Artbastarde untereinander fast immer unfruchtbar und auch die Rückkreuzung gelingt nur sehr schwer. Es bleibt also das Licht aus, das gerade die Analyse der  $F_2$ -,  $F_3$ - usw. Generationen auf die Erblichkeitsfrage bei Artbastarden werfen könnte, die aus demselben Grunde vielleicht von geringerer deszendenztheoretischer Tragweite ist. Bei Pflanzen hingegen ist Fruchtbarkeit von Artbastarden, z. B. in der Gattung *Hieracium*, eine bekannte Erscheinung.

Im Tierreich ist die intermediäre Vererbung durch die bewunderungswürdigen Untersuchungen von STANDEFUSS, für die Schmetterlinge am besten bekannt.

Als charakteristisch für diese Vererbungsform gilt, daß die Hybriden-, die Heterozygotengeneration  $F_1$  nicht uniform, sondern multiform, durch mehrere bis viele ineinander übergehende Ausprägungen der beiden elterlichen Typen repräsentiert ist, eine Erscheinung, die auch als Pleiotypie bezeichnet wird. Ich habe gelegentlich diesen Unterschied gegenüber der alternativen Vererbung dadurch in



etwas trivialer Weise durch ein Schlagwort charakterisiert, daß ich sagte, Varietätshybride mendeln, Arthybride pendeln. Ein Teil der Hybriden nimmt in allen Merkmalen eine intermediäre Stellung zwischen den beiden Elternarten ein, andre nähern sich als patrokline Exemplare mehr der väterlichen, wieder andre als matrokline mehr der mütterlichen Art.

Es ist allgemein bekannt, daß STANDFUSS für die Gestaltung der intermediären Lepidopterenbastarde folgende zwei Gesetzmäßigkeiten nachgewiesen hat:

1) In der Nachkommenschaft aus hybrider Paarung vermag die phylogenetisch ältere Art ihre physiognomischen, biologischen und physiologischen Eigenschaften besser zu bewahren, als die phylogenetisch jüngere Art.

2) Bei reziproker, hybrider Paarung vermag das männliche Geschlecht als zeugendes in der sich ergebenden Nachkommenschaft das Gepräge der Art in höherem Grade zu wahren, als das zeugende weibliche Geschlecht der gleichen Art. — STANDFUSS gibt aber neuerdings selbst zu, daß die Regel sogar innerhalb der Lepidoptera Ausnahmen erleidet.

Wo, wie bei den MENDELschen Hieraciumbastarden, die Weiterzucht der Bastarde gelang, wurde die wichtige Erscheinung konstatiert, daß jeder Bastard sein besonderes Gepräge fortvererbt, daß er als mehr oder minder patroklinischer, medioklinischer oder matroklinischer Bastard samenbeständig ist. Es werden hier feste neue Biotypen geschaffen, als ob die antagonistischen Gene fest zu neuen Einheiten verschmolzen.

Neue Untersuchungen sind hier dringend notwendig.

Daß sich übrigens Arten und Varietäten nicht scharf durch die verschiedene Form der Vererbung unterscheiden, wurde u. a. von CORRENS für Pflanzen, von mir für Tacheen sicher nachgewiesen. Gewisse Artmerkmale mendeln, andere pendeln. So folgen bei der Bastardierung von *H. hortensis* und *nemoralis* die auffälligsten Artmerkmale, die sich auf Form und Farbe der Lippe beziehen, sowie auch die Form der Fingerdrüsen, soweit sich das nach der  $F_1$ -Generation beurteilen läßt, der alternativen Vererbung, während andere Artmerkmale, wie z. B. die Größe, sich intermediär gestalten, dabei herrscht bei Tachea (ausnahmsweise) Monotypie.

Auch die WINKLERSchen Pfropfhybriden zwischen Nachtschatten und Tomate, von denen später die Rede sein wird, gehören diesem gemischten Typus an.

Gibt es Artmerkmale, welche mendeln, so gibt es aber auch Varietätsmerkmale, welche bei Kreuzung intermediäre Vererbung zeigen, mit Konstanz der Bastarde. Ich kenne im Tierreich

allerdings nur einen einzigen solchen Fall, der als gesichert gelten kann. Er betrifft die Bastarde zwischen gewissen Kaninchenrassen nach CASTLE. CASTLE (1905) kreuzte Kaninchen mit langen Hängeohren mit gewöhnlichen kurzohrigen Tieren. Die Hybriden zeigten intermediäre Ohrenlänge, die sich auf ihre Nachkommen vererbte.

**Pflanzliche Chimären und Pfropfbastarde.** Mit dem exakten Nachweis dieser Bildungen eröffnet sich der experimentellen Vererbungsforschung ein neues Gebiet, das von weittragender und einschneidender Bedeutung zu werden verspricht. An Pfropfbastarde haben namentlich Gärtner und Pflanzenzüchter schon lange geglaubt, während die exakte botanische Forschung zu immer größerer Skepsis führte, sodaß sich schließlich die Überzeugung befestigte, »daß alle Versuche, Pfropfbastarde zu erzeugen, auf dem Wege der direkten Beeinflussung des Reises durch die Unterlage oder umgekehrt, derart, daß dabei der eine Komponent den andern seine spezifischen Eigenschaften merkbar und dauernd mit zur Schau zu tragen zwingt, aussichtslos erscheinen mußten«. Es leuchtet ein, daß eine solche Beeinflussung »à distance« eine Erscheinung wäre, welche mit der Vererbung somatogener Merkmale, der erblichen Übertragung neuer Eigenschaften vom Soma auf die Geschlechtszellen, eine weit- und tiefgehende Übereinstimmung zeigen würde. Es hat sich aber, wie wir darlegen werden, herausgestellt, daß für die Annahme der Vererbung somatogener Eigenschaften zurzeit die experimentelle Grundlage durchaus fehlt. HANS WINKLER kam zur Überzeugung, daß die einzige möglicherweise Erfolg versprechende Methode, experimentell Pfropfbastarde zu erzeugen, die sei, aus dem Verwachsungsgewebe zwischen Pfröpfung (Edelreis) und Stammpflanze Adventivsprosse hervorzulocken. Unter Adventivknospen verstehen die Botaniker solche, die an andern als den normalen Stellen, z. B. den Blattachsen, entstehen; beispielsweise an alten Stämmen, an Wurzeln (Wurzelbrut) oder an, wie man sagt, »lebendiggebärenden« Blättern. Traumatismen, Verwundungen des Pflanzenkörpers (z. B. Beschneiden) regen mächtig zur Bildung von Adventivknospen an.

WINKLER benutzte für seine Versuche als günstiges Material einerseits die Tomate, *Solanum lycopersicum*, anderseits den Nachtschatten *Solanum nigrum*. Er praktizierte sowohl Kopulation als Sattel- und Keilpfropfung. Was man unter diesen verschiedenen Arten der Pfropfung versteht, geht aus den schematischen Textfiguren (Fig. 3A B C) ohne weiteres hervor. Solche Pfropfverbände überließ der Experimentator mehrere Wochen lang sich selbst, bis eine möglichst innige Verwachsung der beiden Komponenten eingetreten war. Dann wurden sie dekapitiert und zwar so, daß die apikale Schnittfläche zum Teil

aus Gewebe der Unterlage, zum Teil aus solchem des Reises bestand. Durch Abbrechen der normalen Knospen der Unterlage und auch aller neu auftretenden Ersatzknospen konnte WINKLER das Auftreten von Adventivknospen auf der Schnittfläche veranlassen. Es

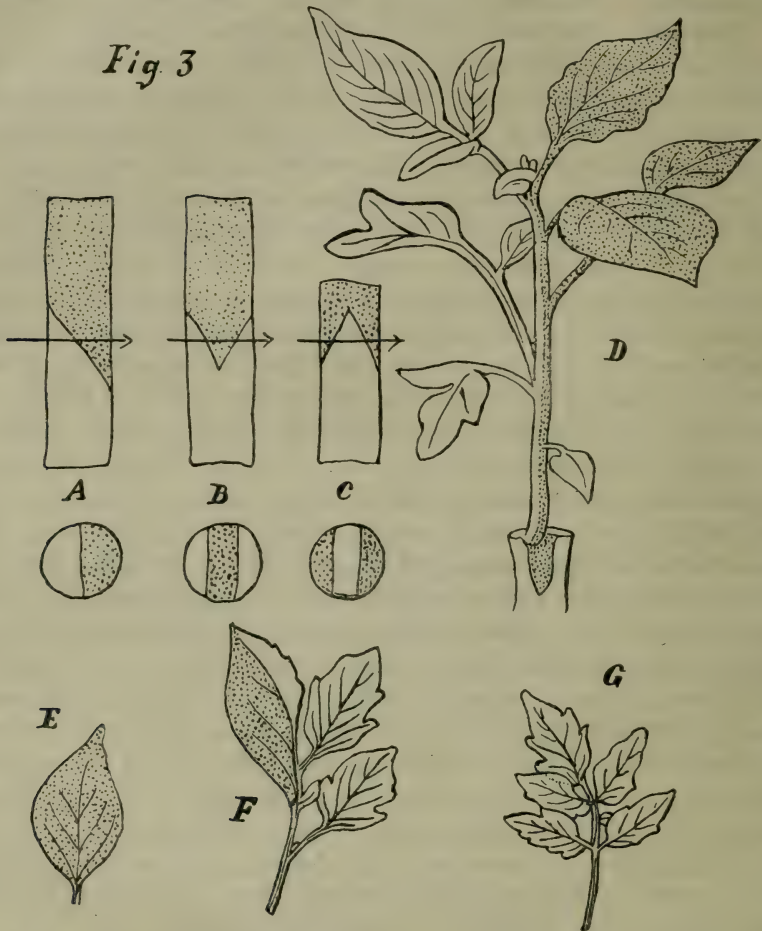


Fig. 3 A, B, C. Schematische Darstellung verschiedener Arten der Pfropfung mit den zugehörigen Querschnitten der Pfropfungsstellen in der Richtung der Pfeile. Punktiert das Reis, unpunktiert die Stammpflanze. A Kopulation, B Keilpfropfung, C Sattelpfropfung. D Chimäre; unten der Tomatenmutter sproß mit dem eingesetzten Nachtschattenkeil. Das Nachtschattengewebe punktiert. E Blatt des Nachtschattens (*Solanum nigrum*), G Blatt der Tomate (*Solanum lycopersicum*); F ein Blatt der Chimäre, das links von der Mittelrippe Nachtschatten, rechts davon Tomate ist. Nach WINKLER.

zeigte sich, wie zu erwarten stand, dass alle Adventivsprossen, die aus dem reinen Gewebe der Unterlage, z. B. der Tomate, heraus-



wuchsen, reine Tomate, und alle Sprosse aus dem reinen Gewebe des Reises, z. B. des Nachtschattens, reine Sprosse von der spezifischen Beschaffenheit des Reises waren. Durch gewisse Kunstgriffe gelang es nun, die Bildung von Adventivknospen genau an denjenigen Stellen der Schnittfläche hervorzurufen, wo die Gewebe von Unterlage und Reis unmittelbar aneinanderstoßen. An einer solchen Stelle bildete sich nun Mitte August 1907 eine Adventivknospe, die zwar von Anfang an völlig einheitlich wuchs, aber einen Sproß lieferte, der auf der einen Seite einer ihn ziemlich genau halbierenden Mittellinie reine Tomate, speziell die verwendete Rasse »Gloire de Charpennes«, auf der andern reiner Nachtschatten war; auf der einen Seite also typische gekerbtrandige, gefiederte, hellgrüne, ziemlich stark behaarte Tomatenblätter, auf der andern typische, ganzrandige, ungeteilte, dunkelgrüne, wenig behaarte Nachtschattenblätter trug (Fig. 3 D). Wenn beim Weiterwachsen bei einer Blattanlage die Trennungsstelle gerade mit dem Mittelnerv zusammenfiel, entstand ein Blatt, dessen eine Hälfte genau Tomate, die andre genau Nachtschatten war (Fig. 3 F). WINKLER schlug vor, ein solches Pflanzengebilde als Chimäre zu bezeichnen. Er ist der Meinung, und man wird ihm zustimmen, daß es aus mindestens zwei nebeneinanderliegenden Zellen, einer Nachtschattenzelle und einer Tomatenzelle hervorgegangen ist. Es ist mit diesem Versuch »einwandfrei bewiesen, daß auf anderm als sexuellem Wege die Zellen zweier wesentlich verschiedener Arten zusammentreten können, um als gemeinsamer Ausgangspunkt für einen Organismus zu dienen, der bei völlig einheitlichem Gesamtwachstum die Eigenschaften beider Stammarten gleichzeitig zur Schau trägt«.

Ich habe mir als Zoologe hinsichtlich dieser Chimäre folgende Überlegung gemacht. Bekanntlich hat ROUX beim Frosch auf dem Zwei-Blastomerenstadium das eine der beiden Blastomeren abgetötet. Das andre sich weiter entwickelnde Blastomer lieferte in den meisten Fällen einen Hemiembryo lateralis. Die fehlende Hälfte kann dann später durch »Postgeneration« ersetzt werden. Ich glaube nun, daß, wenn es gelänge, das abgetötete Blastomer des Zwei-Blastomerenstadiums einer Froschart durch ein entsprechendes Blastomer einer andern Froschart zu ersetzen, vielleicht eine Frosch-Chimäre resultieren würde.

Im Sommer 1908 entstand bei insgesamt 268 Pfropfungen zwischen den beiden erwähnten Solanumarten, wobei sich weit über 3000 fast ausschließlich artreine Adventivsprosse bildeten, neben 5 Chimären als Adventivknospe der erste experimentell erzeugte echte Pfropfbastard. Später bei einer andern Pfropfung ein zweiter

übereinstimmender. Dieser Pfropfbastard, *Solanum tubingense*, wurde isoliert, bewurzelte sich, wurde weiter kultiviert, zum Blühen und zur Fruchtbildung gebracht und auf vegetativem Wege vermehrt, wobei er, von Knospungsatavismen abgesehen, seine Bastardnatur getreu beibehielt. Eine genaue Untersuchung und Vergleichung der Gesamtorganisation zeigt, daß er eine ziemlich genaue Mittelstellung zwischen den beiden Elternarten einnimmt, wenn er auch im allgemeinen dem Nachtschatten etwas mehr gleicht, als der Tomate. Und zwar ist diese Mittelstellung noch genauer dahin zu präzisieren, daß der Pfropfbastard in manchen sich bei den Stammarten verschieden verhaltenden Merkmalen eine Mosaikform ist, welche die einen Merkmale rein oder fast rein von dem einen Elter, die andern rein oder fast rein von dem andern Elter bezieht. In andern Merkmalen hingegen verhält sich der Pfropfbastard wirklich intermediär. Es zeigt sich hierin eine überraschende Übereinstimmung mit den von mir gezüchteten geschlechtlichen Bastarden von *Helix hortensis* und *H. nemoralis*, die auch z. T. Mosaik-, z. T. intermediäre Formen sind.

In einer neuesten Mitteilung berichtet WINKLER Weiteres über *Solanum tubingense*, sowie über vier neue Pfropfbastarde zwischen Tomate und Nachtschatten, die er inzwischen erzielt hat. *Solanum tubingense* ist bei vegetativer Vermehrung, abgesehen von Rückschlägen, konstant geblieben. Der Nachtschattenbeere sehr ähnliche Früchte sind zu Tausenden gebildet worden, viele von ihnen enthalten allerdings keine Samen. Die Samen selbst gelangen nicht zu voller Reife, aber wenigstens ein Teil von ihnen ist trotzdem keimfähig. WINKLER wird über diese  $F_2$ -Generation erst später berichten. Das oben erwähnte zweite Exemplar von *Solanum tubingense* hatte einen sehr eigentümlichen Ursprung. Es entstand nämlich als die eine Hälfte einer Chimäre, deren andre Hälfte reine Tomate war. Da sich die Chimären der beiden Solanumarten infolge der sympodialen Verzweigungsweise (bei der die Seitenachsen sich stärker als die jedesmaligen Hauptachsen verzweigen) früher oder später in ihre Bestandteile trennen, so erhielt WINKLER bald aus dieser Chimäre die reinen Sprosse, einmal Tomatensprosse und daneben reine *Solanum tubingense*-Sprosse. Das bemerkenswerteste Ergebnis, das die Kultur dieses Pfropfbastardes ergeben hat, ist das Auftreten von Rückschlägen. Diese Rückschläge erfolgten bis jetzt ausnahmslos zu der Elternart *Solanum nigrum*, welcher der Bastard erheblich näher steht als der Tomate, und sind alle reine Nachtschatten und bei weiterer vegetativer Vermehrung konstant. Die Rückschläge erfolgen besonders häufig nach Traumatismen und treten dann, nach Entknospung und



Dekapitation, als Adventivknospen auf. An einem regenerierenden Stocke von *S. tubingense* erhielt WINKLER neben acht *tubingense*-Sprossen fünfzehn *nigrum*-Sprosse, an einem andern Stocke neben sechs *tubingense*, fünf *nigrum*. Aber es sind auch — und zwar bei beiden Bastardindividuen je zwei — spontane Rückschläge zu *Solanum nigrum* aufgetreten.

Eine zweite Pfropfbastardform, die WINKLER aus *S. nigrum* + *lycopersicum* gezogen hat, nennt er *Solanum proteus*. Sie entstand als die eine Hälfte einer Chimäre, deren andre Hälfte ein *S. tubingense* war! Die Chimäre war also aus zwei verschiedenen Bastarden zusammengesetzt. Auch der Pfropfbastard *proteus* nimmt eine Mittelstellung zwischen den elterlichen Arten ein, steht aber im Gegensatz zu *tubingense* der Tomate erheblich näher als dem Nachtschatten, und dem entspricht es nun auch, daß bei *S. proteus* sich zwar auch Rückschläge, aber nur zur Tomate, gezeigt haben.

Außer *S. tubingense* hat WINKLER noch 3 weitere, bei vegetativer Vermehrung bis jetzt konstant bleibende Pfropfbastardformen zwischen Tomate und Nachtschatten experimentell hervorgerufen, die er *Solanum Darwinianum*, *S. Koelreuterianum* und *S. Gaertnerianum* nannte, und von denen jede eine besondere, charakteristische Zwischenstellung zwischen den Stammarten einnimmt, wobei *S. Koelreuterianum* der Tomate noch bedeutend näher steht als *Solanum proteus*.

Ob mit den bis jetzt erzielten 5 Pfropfbastarden zwischen Tomate und Nachtschatten die Kombinationsmöglichkeiten erschöpft sind, werden weitere Versuche lehren, ist aber nicht wahrscheinlich.

Nach den WINKLERSchen Untersuchungen dürfte es als so gut wie sicher erscheinen, daß die berühmte völlig unfruchtbare »Varietät« des Goldregens *Cytisus Adami*, die so oft studiert und über die so viel geschrieben worden ist, wirklich, wie man früher allgemein angenommen hatte und entgegen den neueren Ansichten von STRASBURGER und DE VRIES, ein echter Pfropfbastard von *Cytisus laburnum* und *C. purpureus* ist, welcher der ersteren Art indessen bedeutend näher steht, als der letzteren. Dies äußert sich auch in der Erscheinung, daß *Cytisus Adami* anfänglich ausschließlich, heute noch ganz vorwiegend, Sprossungs-Rückschläge zu *C. laburnum* hervorbringt. Auch der *Crataegomespilus* von BRONVAUX ist wohl sicher ein Pfropfbastard zwischen *Crataegus* und *Mespilus*. Er ist in drei verschiedenen Formen bekannt, von denen die eine, *Dardari* genannte, mehr der Mispel, die beiden andern, *Asnièresi* und *Jouini*, mehr dem Weißdorn gleichen. Es steht damit wiederum in Einklang, daß *C. Dardari* zunächst und häufiger Rückschläge zu *Mespilus* aufweist als zu *Crataegus*.



Eine wichtige Frage, die sich sofort aufdrängt, ist die nach den Beziehungen zwischen diesen Pfropfbastarden verschiedener Arten und den geschlechtlich erzeugten Bastarden. Ein direkter Vergleich ist leider zurzeit nicht möglich, da es bis jetzt weder gelungen ist, auf experimentellem Wege den sexuellen Bastard zwischen Tomate und Nachtschatten, noch denjenigen zwischen *Cytisus laburnum* und *purpureus*, noch auch den *Crataegomespilus*-bastard herzustellen. Aber es scheint mir ganz außer aller Frage zu stehen, daß die allgemeine Übereinstimmung eine verblüffend große ist. Für die sexuellen Artbastarde sind doch folgende drei Hapterscheinungen besonders charakteristisch (vergl. S. 51).

1. Die Mittelstellung der Bastarde. Sie gab Veranlassung zu der Bezeichnung »intermediäre Vererbung«. Man wird allerdings in Zukunft viel mehr als bis jetzt auf eine peinlich genaue Analyse einerseits und Vergleichung anderseits der subtilsten Unterschiede, die meist in sehr großer Zahl vorhanden sind, achten müssen und dabei sicher finden, daß es sich in vielen Fällen mehr als um wirklich intermediäre Charaktere, bei den Bastarden um eine sehr intrikate Mosaik handelt, wobei der Bastard die zahlreichen gegensätzlichen Merkmale bald von dem einen, bald von dem andern Elter erbt, häufig in befleckter, beeinflusster Form. Die Gesamterscheinung ist dann allerdings intermediär.

2. Die Pleiotypie, d. h. die Erscheinung, daß die  $F_1$ -Bastarde in mehreren bis vielen Formen vertreten sind, von denen einige ungefähr die Mitte halten zwischen den elterlichen Biotypen, andre mehr dem einen oder dem andern elterlichen Typus angenähert sind. Diese Erscheinung ist für die Artbastarde die Regel, die Monotypie (wie sie bei den Bastarden zwischen *H. nemoralis* und *hortensis* nach meinen Untersuchungen vorkommt) bis jetzt die Ausnahme. Es ist mir deshalb nicht ganz verständlich, wie WINKLER sagen kann: »Auf die Frage, wie es zu erklären ist, daß durch den Pfropfbastardierungsprozeß eine pleiotype, durch den sexuellen Bastardierungsprozeß eine (im allgemeinen) homogene Deszendenz entsteht, möchte ich an dieser Stelle nicht eingehen.«

3. Die Konstanz der Bastarde.

In diesen drei Hauptpunkten stimmen die Pfropfhybriden verschiedener Spezies mit den sexuellen Arthybriden überein und außerdem noch in der fehlenden oder herabgesetzten Fruchtbarkeit, so daß die Pfropfbastardierung nach den glänzenden Untersuchungen WINKLERS nach meiner Meinung geeignet ist, zwischen geschlechtlicher und ungeschlechtlicher (vegetativer) Vermehrung eine Brücke zu schlagen.

Mit Bezug auf die ungeschlechtliche Vermehrung haben Zoologen und Botaniker eine etwas verschiedene Auffassung, wobei die Verschiedenheit allerdings mehr die Darstellungsweise als das innere Wesen betrifft. Die Zoologen halten die ungeschlechtlich erzeugten Wesen für neue Individuen, für Nachkommen, für Glieder neuer Generationen, während manche Botaniker »die neuen Exemplare eigentlich nur für Teile des ursprünglichen, aus einem Samen hervorgegangenen Individuums halten«. So würden z. B. alle auf der Erde zerstreuten Exemplare von *Cytisus Adami* ein einziges Individuum repräsentieren, wenn die wohl begründete Ansicht richtig ist, daß sie alle auf vegetativem Wege von einem einzigen hybriden Adventivsproß abstammen.

Eine weitere wichtige Frage, die bis jetzt meines Wissens noch nicht diskutiert worden ist und die es verdient, bei zukünftigen Untersuchungen scharf im Auge behalten zu werden, ist die nach möglichen Beziehungen zwischen den Rückschlägen bei der vegetativen Vermehrung der Pfropfbastarde und den Rückschlägen (oder Spaltungen), die bei der sexuellen Vermehrung durch Inzucht der Heterozygotengeneration  $F_1$  in der  $F_2$ -Generation bei alternativer Vererbung auftreten. Wenn wir den primären Pfropfbastardsproß als eine  $F_1$ -Generation auffassen, so dürfen wir vielleicht die sekundären Sprosse als Glieder einer  $F_2$ -Generation betrachten. Dann wäre zu untersuchen, ob nicht die Rückschläge zu den Stammtypen der Abspaltung der Paternaltypen bei alternativer Vererbung entsprechen. Der Fall des *Solanum tubingense*, dessen rückschlagende Sprosse den reinen, fixen Typus von *Solanum nigrum* repräsentieren, während die Stammpflanze als vegetative Heterozygote weiterwächst, hat eine gewisse Ähnlichkeit mit einer sexuell erzeugten  $F_2$ -Generation bei vollständiger Dominanz der Merkmale eines der beiden großelterlichen Typen. Der atavistische Sproß würde dann einem Individuum entsprechen, das mit Bezug auf alle rezessiven Merkmale homozygotisch wäre. Die Fälle von *Cytisus Adami* und *Crataegomespilus* würden eher an die alternative Vererbung bei *Mirabilis Jalapa*, weiß  $\times$  rot erinnern. In der  $F_2$ -Generation spalten einerseits die beiden Ausgangstypen weiß und rot wieder rein ab, wie die atavistischen Sprosse von *Cytisus Adami* und *Crataegomespilus* wieder den reinen Charakter der Stammformen *C. laburnum* und *purpureus*, *Crataegus* und *Mespilus* aufweisen, während die Hauptmasse der violetten Heterozygoten den in Zukunft wieder spaltenden Pfropfbastard-Phänotypus *C. Adami* und *Crataegomespilus* repräsentieren würde.

Würde sich hier mehr als eine Analogie herausstellen, so würde



sich die Aussicht eröffnen, von dieser Seite etwas tiefer in die noch so dunklen Beziehungen zwischen intermediärer und alternativer Vererbung einzudringen.

Die wichtigste Frage, die beim Pfropfhybridismus Beantwortung verlangt, ist die nach der Entstehung der Propfbastarde. Die nächstliegende Vermutung ist gewiß die, daß die Bastardadventivknospe aus einer einem befruchteten Ei vergleichbaren Zelle an der Grenze zwischen den beiden  $P_1$ -Geweben der Schnittfläche hervorgeht, die hier durch Verschmelzung von zwei somatischen Zellen, mit oder ohne vorhergehende Reduktion der Chromosomen, entstanden ist. Leider hat uns WINKLER die Resultate seiner cytologischen Untersuchungen noch nicht mitgeteilt. In seiner neuesten Schrift zeigt er sich einer solchen Auffassung abgeneigt. Er führt gegen sie u. a. an: 1. die Unwahrscheinlichkeit, daß die Adventivvegetationspunkte nur aus einer einzigen Zelle hervorgehen, 2. die Tatsache, daß mehrere verschiedene Mittelformen möglich sind, 3. die spontanen und regenerativen Rückschläge. Zu Punkt 1 darf ich mir kein Urteil erlauben. Daß aber die sub 2 und 3 geäußerten Einwände vielleicht nicht begründet sind, glaube ich in meiner Diskussion der Beziehungen zwischen Pfropfhybridismus und sexueller Bastardierung gezeigt zu haben. So viel ist sicher, daß unsre Anschauungen über die cytologischen Vorgänge vor, während und nach der Befruchtung und insbesondere die Rolle des Chromatins als Vererbungssubstanz bei der cytologischen Erforschung des Pfropfhybridismus eine Feuerprobe zu bestehen haben werden.

**Korrelation von Merkmalen.** Es ist dies ein nach vielen Richtungen hin sehr dunkles Gebiet, über das in neuester Zeit besonders JOHANSEN in seinem schönen Handbuch die eindringlichsten und zugleich sehr besonnene Erörterungen angestellt hat. Wir haben es hier nur mit jener Gruppe morphologischer Korrelationserscheinungen zu tun, die dadurch charakterisiert ist, daß bei einer tierischen oder pflanzlichen Form ein bestimmtes positives oder negatives Merkmal  $A$  oder  $a$  in seinem Vorkommen an dasjenige eines oder mehrerer anderer wirklich oder scheinbar selbständiger, positiver oder negativer Merkmale  $B$ ,  $C$  usw. oder  $b$ ,  $c$  usw. fest gebunden zu sein scheint. So z. B. die verschiedenen Merkmale, die zusammen eine Art von einer nahe verwandten unterscheiden. Oder, bei getrennt geschlechtlichen Tieren beispielsweise die feste Verknüpfung zwischen dem Vorkommen einer männlichen Gonade, demjenigen eines männlichen Kopulationsapparates, und demjenigen einer besondern männlichen Haartracht usw. Oder die Erscheinung, daß bei den Hühnerassen die sogenannte hohe Form des Nasenloches niemals mit einem



einfachen Kamm zusammen vorkommt. DARWIN hat den Korrelationserscheinungen große Aufmerksamkeit geschenkt. Sie spielen bei ihm eine bedeutende Rolle bei der Frage nach der Entstehung der Arten, indem ihm die Annahme unvermeidlich erscheint, daß die dauernde, sich erblich fixierende Veränderung eines Merkmales korrelative Veränderungen an andern Merkmalen nach sich zieht.

Es ist nun zunächst hervorzuheben, daß analoge Merkmale, die immer nur gleichzeitig an verschiedenen Körperstellen, Organen usw. vorkommen, gar nicht auf getrennten Anlagen zu beruhen brauchen. Ein und dasselbe Gen mag sich an den verschiedensten Orten im Körper und auch lokal verschieden manifestieren. Ein Gen für schwarze Farbe mag sich in der Haut der Schnauze, in Haaren auf den Ohren und am Schwanze offenbaren. Es handelt sich hier nicht um echte Korrelation.

Eines der auffälligsten und überraschendsten Resultate der experimentellen Erbllichkeitsforschung ist nun das, daß die Wahrscheinlichkeit des Vorkommens fester Korrelation immer mehr beschränkt worden ist. Mit Recht sagte JOHANNSEN, daß die Kreuzung sich als das Mittel erwiesen hat, Korrelationen zu brechen, sagen wir als ein bei fortgesetztem, zielbewußten Experimentieren fast unfehlbares Mittel, scheinbar noch so fest korrelativ miteinander verbundene Merkmale, bzw. ihre Gene, zu trennen und eventuell neu zu kombinieren. Dies haben alle Mendelforscher bestätigt, neuerdings wieder DAVENPORT (1906) bei seinen ausgedehnten Versuchen mit Hühnerrassen, bei denen er auf eine sehr große Anzahl verschiedener Merkmale sorgfältig geachtet hat: Form, Färbung und Zeichnung der Federn an den verschiedenen Körperteilen, Form des Kammes, der Nasenlöcher, Form und Farbe der Lappen, Gehirnhernie, Überzehe, Hautfarbe, Fußfarbe, Irisfarbe, Fußgefieder usw. usw. DAVENPORT sagt: »von der ganzen Liste deutlicher äußerer Merkmale, welche den Regeln alternativer Vererbung folgen, sind kaum zwei zu finden, die immer zusammen bleiben.« Die spezifischen Charaktere einer Art gelten als korrelativ besonders fest verbunden. *Helix hortensis* und *nemoralis* sind nachgewiesenermaßen zwei »gute« Arten, die keine fruchtbare Nachkommenschaft erzeugen. Bei *H. nemoralis* ist die Schalenmündung geschwungen, weiter offen, die Lippe braunschwarz, die Fingerdrüse zeigt weniger Äste, die nicht oder wenig verästelt und dabei zylindrisch sind. *H. hortensis* hat eine kleinere und engere Schalenmündung, mit annähernd parallelem Ober- und Unterrand; die Lippe ist weiß, die Fingerdrüse hat mehr Äste, welche keulen- oder spindelförmig und dichotomisch verästelt sind. Beim Bastard erscheinen diese trotz der vorkommenden Transgressionen anscheinend

so festen Korrelationen gebrochen, er verbindet die *Hortensis*-Form der Mündung mit der *Nemoralis*-Farbe der Lippe und mit der Fingerdrüse von *Hortensis*!

Es ist meines Wissens bisher nicht gelungen, auf dem Wege der Kreuzung die feste Korrelation zwischen primären und sekundären Geschlechtsmerkmalen deutlich zu brechen. Doch hat man dieses Resultat auf andern Wege fast sicher erreicht. OUDEMANS (1899), KELLOGG (1904) und besonders MEISENHEIMER (1908) kastrierten sexuell dimorphe Schmetterlinge auf Raupenstadien, auf denen die späteren sekundären Sexualmerkmale noch ganz undifferenziert sind, mit dem Resultate, daß ursprüngliches Männchen ein Männchen, ursprüngliches Weibchen ein Weibchen blieb. Exstirpierte MEISENHEIMER sowohl die Anlagen der Keimdrüsen als die der Leitungswege und des Kopulationsapparates, so entwickelte sich aus den männlichen bzw. weiblichen Larven typische männliche bzw. weibliche Schmetterlinge, trotzdem die innern Geschlechtsorgane »auf ein fast absolutes Minimum« reduziert waren. MEISENHEIMER gelang es nun noch auf einem andern experimentellen Wege wichtige Aufschlüsse über die Korrelation zwischen primären und sekundären Sexualmerkmalen zu erhalten, auf dem Wege nämlich der Gonadentransplantation. Diese Operation wurde auf frühen Larvenstadien (zwischen der zweiten und vierten Häutung) ausgeführt und gelang durchaus, »insofern eine transplantierte Hodenanlage sich im weiblichen Körper zu einem voll ausgebildeten, von reifen Spermatozoen strotzend gefüllten Hoden entwickelte«, eine transplantierte Ovarialanlage sich im männlichen Körper zu einem ganz normalen typischen Ovarium mit Nähr- und Eizellen ausbildete. Es wurde nun zunächst festgestellt, daß, wenn die Anlage der Leitungswege und des Kopulationsapparates nicht exstirpiert worden war, diese im Körper der Männchen mit den fremden transplantierten Ovarien sich zu einem durchaus normalen männlichen Apparat entwickelte. Aber auch die äußern sekundären Geschlechtsmerkmale blieben ebenso vollständig unberührt, wie bei der Kastration. Die ursprünglichen Männchen beispielsweise blieben typische Männchen, obwohl ihr Leib zuweilen strotzend von Eiern erfüllt war.

Es geht aus diesen Versuchen hervor, daß die sekundären Geschlechtsmerkmale bei den Schmetterlingen schon auf den frühen, für das Experiment in Betracht kommenden Larvenstadien fest determiniert sind. Ihre Qualität (ob männlich oder weiblich) läßt sich in keiner Weise mehr durch die Qualität (ob männlich oder weiblich) der sich entwickelnden Gonaden beeinflussen. Wenn eine solche Beeinflussung epigam überhaupt stattfinden sollte, etwa durch



»innere Sekretion«, wie man in der Wirbeltierphysiologie vielfach annimmt, so müßte sie sich auf den allerfrühesten Larvenstadien oder zur Zeit der Embryonalentwicklung, wo der Keim noch in der Eihülle eingeschlossen ist, betätigen. Da nun diese Stadien dem Experimente bis jetzt nicht zugänglich waren, so hat MEISENHEIMER auf andre Weise versucht zu bestimmen, ob die Qualität der Gonadenanlage bestimmend einwirkt, wenn ihr Gelegenheit geboten wird, allerjüngste Anlagen sekundärer Sexualmerkmale zu beeinflussen. Solche Merkmale sind beispielsweise sehr deutlich an den Flügeln der Versuchsschmetterlinge (*Ocneria* [*Lymantria*] *dispar*) ausgeprägt. Es wurde nun zunächst konstatiert, daß, wenn man die Flügelanlagen (die sogenannten Imaginalscheiben) bei der Raupe — die Operation wurde zwischen der dritten und vierten Häutung vorgenommen — extirpiert, dieselben in den meisten Fällen sich wieder regenerieren. Die aus den regenerierten Flügelanlagen sich entwickelnden Flügel sind meist, aber in sehr verschiedenem Grade, kleiner als die normalen Flügel, stellen aber ganze Flügel im verkleinerten Formate dar. Bei einer Serie von Experimenten wurde so verfahren, daß an 31 Raupen beiderlei Geschlechts bloß Flügelanlagen entfernt wurden, 41 Raupen wurden außerdem noch kastriert, und bei 44 weitem männlichen Raupen wurden Flügelanlagen entfernt, und zugleich durch Transplantation die Hodenanlagen durch Ovarialanlagen ersetzt. Es zeigte sich nicht die geringste Beeinflussung der Flügel. Die Flügelregenerate entwickelten sich durchaus in Übereinstimmung mit dem entsprechenden ursprünglichen Geschlecht, obschon sie von einem völlig neu aufgebauten Entwicklungszentrum ihren Ursprung nahmen. Diese Versuche sprechen — wenn sie auch nicht abschließend entscheiden — nicht zugunsten der Annahme, daß die Qualität der sekundären Geschlechtsmerkmale während der ontogenetischen Entwicklung, also epigam, durch das Geschlecht der Gonade bestimmt wird. Sie machen es wahrscheinlich, daß die Kontrolle der richtigen Kombination der primären und sekundären Geschlechtsmerkmale schon pro- und syngam erfolgt und wir erinnern uns, daß auch die Versuche über die Bestimmung des Geschlechtes zu demselben Resultate führten.

Wenn es nun auch einigermaßen zweifelhaft ist, ob überhaupt eine absolut feste Korrelation zwischen Merkmalen vorkommt, die durch selbständige Gene bedingt werden, so ist doch an der gegenseitigen Abhängigkeit gewisser Gene vorläufig nicht zu zweifeln. Gerade, daß sich gewisse Merkmale zwar schwer, aber eben doch, trennen lassen, beweist die gegenseitige Abhängigkeit gesonderter Gene.



In dieser Beziehung ist ein von T. B. WOOD (1905) angestellter Vererbungsversuch sehr instruktiv. WOOD kreuzte die in England als »Dorset Horned« bezeichnete Schafrasse, die in beiden Geschlechtern gehörnt ist, mit der »Suffolk«-Rasse, die in beiden Geschlechtern hornlos ist. Die  $F_1$ -Heterozygotengeneration zeigte nun die eigentümliche Korrelationserscheinung, daß die hybriden Böcke gehörnt, die weiblichen Hybriden aber ungehörnt sind. In der  $F_2$ -Generation geht aber die Korrelation z. T. wieder in die Brüche. Es treten vier Typen auf, gehörnte und hornlose Männchen und gehörnte und hornlose Weibchen. Das Zahlenverhältnis ist wahrscheinlich — der Zuchtversuch ist nicht umfassend genug angestellt worden, um das sicher zu entscheiden — ein typisch MENDELSches: es kommen drei hornlose Weibchen auf ein hornloses Männchen und drei gehörnte Widder auf ein gehörntes Mutterschaf, wobei die hornlosen Männchen und die gehörnten Weibchen Homozygoten sind.

Noch vor wenigen Jahren gab es eine ganze Anzahl von Fällen, wo das Zahlenverhältnis der Typen der  $F_2$ -Generation ein von dem theoretisch erwarteten, reinen MENDELSchen abweichendes war und nur unter der Annahme von festen Korrelationen, »Verkoppelungen«, »Kopulationen« von Genen erklärt werden konnte. Die meisten dieser Fälle sind inzwischen in anderer Weise, ohne diese Annahme, erklärt worden, indem es sich herausstellte, daß mehr selbständige Gene vorhanden sind, als man anfänglich annahm. Es gibt aber auch heute noch Fälle, bei denen die Annahme einer Verkoppelung von Genen nicht zu umgehen ist. Ein solcher Fall bezieht sich auf die Blütenfarbe und Pollenform der Erbse (*Lathyrus odoratus*) nach den Untersuchungen von BATESON und PUNNETT. Diese Forscher kreuzten eine Form der weißblühenden »Emily Henderson« mit länglich ovalen Pollenkörnern mit einer solchen, deren Pollenkörner rund sind. Die  $F_1$ -Generation bestand dann aus Pflanzen mit purpurnen Blüten und ovalen Pollenkörnern. In der  $F_2$ -Generation traten drei Typen auf: purpurbühende, rotblühende und weißblühende, im Zahlenverhältnis von 27 : 9 : 28. Wir wissen schon, daß die rote Farbe und die Purpurfarbe durch das Zusammentreffen von zwei Farbengenen zustande kommen, von denen jedes für sich unwirksam ist. Rot wird zu Purpur durch das Hinzutreten eines dritten »blauen« Gens. Untersucht man nun die Pollengestalt der Individuen der  $F_2$ -Generation ohne Rücksicht auf die Farbentypen, so ergibt sich für die ganze Population das erwartete Zahlenverhältnis 3 oval : 1 rund. Dieses Zahlenverhältnis trifft aber für die einzelnen Typen nicht zu. Der purpurbühende Typus hat viel zu viel

Pflanzen mit ovalen Pollenkörnern (ungefähr 12 oval : 1 rund), der rotblühende Typus zu viel Pflanzen mit runden Pollenkörnern (etwa 3,2 rund : 1 oval).

Der Gedanke liegt nahe, daß bei der Vereinigung der Gameten eine Vorliebe der Gameten mit dem Gen von Blau für die Gameten mit dem Gen für ovale Pollengestalt im Spiele sein mag. Beide Gene sind positiv und dominant. Ausgedehnte Zählungen und Berechnungen haben ergeben, daß die Erscheinungen zutreffend beschrieben werden, wenn man annehmen darf, daß die Kombination blau + oval, sowie die Kombination nichtblau + rund, ungefähr siebenmal so häufig vorkommen als die beiden andern möglichen Kombinationen. Bezeichnen wir das dominante Gen für Blau mit  $B$ , das dominante Gen für ovale Pollenform mit  $O$ , das rezessive Gen für Rot mit  $r$ , und das rezessive Gen für runde Pollenform mit  $p$ , so würden wir dann anstatt des Zahlenverhältnisses

$$1 BO + 1 Bp + 1 rO + 1 rp$$

das Zahlenverhältnis  $7 BO + 1 Bp + 1 rO + 7 rp$  für die vier verschiedenen Gametenkombinationen erhalten. Das würde für die  $F_2$ -Population ergeben:

177 blauoval : 15 blaurund : 15 rotoval : 49 rotrund. Diese Zahlen stimmen ziemlich genau mit den beobachteten überein, wie aus dem Vergleich der beiden folgenden Serien hervorgeht, von denen die eine der theoretischen Berechnung, die andre den tatsächlich beobachteten Verhältnissen entspricht.

	Purpurn		Rot		Weiß	
	oval	rund	oval	rund	oval	rund
Beobachtet:	1528	106	117	381	1199	394
Berechnet:	1448.5	122.7	122.7	401.5	1220.5	407.4

Eine derartige engere Assoziation hat BATESON auch noch für andre Merkmale bei *Lathyrus odoratus* festgestellt. Das angeführte Beispiel mag jedoch genügen.

Wir haben früher schon für gewisse Vorgänge bei der alternativen Vererbung chemische Analogien zur Veranschaulichung herbeigezogen. Auch bei den Erscheinungen festerer und weniger fester Korrelationen zwischen erbinheitlichen Merkmalen wird man sich gerne an die geringere oder größere Schwierigkeit erinnern, mit der bestimmte Elemente oder Gruppen von Elementen aus komplexen chemischen Verbindungen sich abspalten lassen.

**Vererbung erworbener Eigenschaften.** Wir haben es nur mit der experimentellen Seite dieses unendlich viel diskutierten Problems zu tun. Die Frage in allgemeiner Fassung ist die: treten bestimmt definierbare Eigenschaften, die nachweislich durch irgend einen Reiz

experimentell am Soma, am Personalteil des Individuums, als Neubildungen (Atavismen oder erbliche Einstellungen müssen ausgeschlossen sein) hervorgebracht wurden, in zweifelloser Bestimmtheit, wenn auch vielleicht etwa geschwächt, in alternierenden oder in allen aufeinanderfolgenden Nachkommengenerationen, in einem Teil oder in der Totalität der Individuen jeder Generation wieder auf, so daß wir annehmen müssen, die genotypische Grundlage sei verändert worden?

Wird diese Hauptfrage bejaht, so sind nun offenbar, das geht aus der ganzen geführten Diskussion mit überzeugender Deutlichkeit hervor, wieder zwei speziellere Fragen zu stellen.

Hat der Reiz, welcher am Soma z. B. eine streng lokalisierte und streng determinierte Eigenschaft neu geschaffen hat, die Erbllichkeit (genotypische Veränderung) indirekt auf dem Umweg durch das Soma hervorgerufen, dadurch, daß die somatische Neubildung in irgendeiner Weise eine gleichsinnige Veränderung in den Anlagen der Gameten hervorrief, daß sich also gewissermaßen das neue Merkmal in den Geschlechtszellen abbildete (Übertragungs- oder Abbildungstheorie)? Oder hat der Reiz direkt auf die Gameten eingewirkt? Im erstern Fall hätten wir es mit einer somatogenen Vererbung erworbener Eigenschaften zu tun, im letztern Falle mit einer gametogenen oder plastogenen. Im erstern Falle würden nach PLATES Terminologie Leitungsreize, im letztern Simultanreize die erbliche Veränderung hervorrufen, oder es würde nach DETTOS Terminologie im erstern Falle eine somatische Induktion, im letztern Falle eine parallele Induktion zu konstatieren sein.

Zwei Dinge dürfen bei Beurteilung der ganzen Frage nicht außer acht gelassen werden. Nämlich erstens: Wenn ein Reiz eine Neubildung hervorruft, so tut er dies nicht dadurch, daß er ein schon fertig entwickeltes »erwachsenes« Merkmal verändert, sondern dadurch, daß er die Entwicklung eines Merkmales in neue Bahnen lenkt. Der Reiz muß während der sensiblen Bildungsperiode einwirken; daß sich diese vom befruchteten Ei bis auf späte Stadien der Entwicklung erstrecken kann, ist bekannt. Dann aber darf man noch einen Schritt weiter gehen und sich fragen, ob nicht die Annahme sich geradezu aufdrängt, daß die sensible Periode schon vor der Befruchtung, schon bei den Gameten vorhanden ist.

Diese Überlegung berührt sich mit dem zweiten Punkt. Die Forschungsergebnisse drängen immer mächtiger zu der Annahme von der Wesensgleichheit, der genotypischen Übereinstimmung der Körperzellen, wenigstens der noch nicht ganz spezialisierten, und der Fortpflanzungszellen.



Bei der Beurteilung der Streitfrage, ob somatogene Vererbung erworbener Eigenschaften (somatische Induktion) oder plastogene (Parallelinduktion), ist es für den Experimentator zunächst völlig irrelevant, ob wir uns eine somatische Induktion überhaupt vorstellen können oder nicht. Tausend Dinge, die unsrer beschränkten Einsicht als unmöglich erschienen, haben sich eben doch als tatsächlich sich ereignend herausgestellt.

Es kommt vielmehr auf die richtige Fragestellung und eine Disposition der Versuche an, welche die Fehlerquellen ausschließt. In dieser Beziehung sind fast alle Versuche über Vererbung erworbener Eigenschaften sehr zu beanstanden.

Der klassische STANDFUSS'sche Vererbungsversuch (1897 angestellt). STANDFUSS benutzte für seinen Versuch melanistische Aberrationen des kleinen Fuchses, *Vanessa urticae* L., die er durch Einwirkung von Temperaturen unter 0° auf das (sensible) Puppenstadium erhalten hatte. Von 8231 dem Reiz ausgesetzten Puppen hatten nur 32 Männchen und 10 Weibchen das stark aberrative Kleid ausgebildet. Alle aberrativen Männchen waren extrem melanistisch, dagegen von den aberrativen 10 Weibchen nur 2, von denen eines vorzeitig den Tod fand. Die Ergebnisse der ohne erneute Einwirkung des extremen Temperaturreizes, unter normalen Temperaturverhältnissen erfolgten Zucht dieser auf experimentellem Wege hervorgerufenen Aberrationen faßt STANDFUSS wie folgt zusammen:

Zwei von den 10 aberrativen Weibchen dürften keine Brut geliefert haben. 7 Paare (darunter nicht das extrem aberrative Weibchen) lieferten eine Nachkommenschaft, die durchweg zur Normalform zurückschlug. Ein achties Paar (ein extrem aberratives Männchen und das extrem aberrative Weibchen), von dem im ganzen auch nur 43 Falter erhalten wurden, lieferte ein Individuum, welches weit, und drei fernere, welche weniger weit, und zwar sämtlich der Hauptsache nach im Sinne des elterlichen Typus, von der Normalform abwichen. Diese 4 abweichenden Individuen sind sämtlich Männchen. Leider haben die Zuchten sehr stark unter Flacherie gelitten.

Eine Weiterzucht der 4 abweichenden Männchen etwa durch Rückkreuzung mit normalen Weibchen, oder durch Kreuzung mit experimentell aberrativ gemachten Weibchen wurde nicht ausgeführt. Die Angabe, der man hin und wieder begegnet, STANDFUSS habe durch Einwirkung äußerer Faktoren eine neue Rasse hervorgebracht, ist also irreleitend. STANDFUSS versichert, daß Individuen, wie die 4 hier aus der Brut anomaler Eltern erhaltenen selbst unter ungezählten Tausenden von Tieren aus normaler Abstammung, die unter ganz denselben Verhältnissen heranwachsen, niemals auftreten.

Noch günstigere Resultate erhielt 1899—1900 E. FISCHER. Er experimentierte mit dem Bärenspinner *Arctia caja* L. Von 102 Puppen wurden 54 stets bei gewöhnlicher Temperatur belassen (Versuch A), die andern 48 dagegen einer intermittierenden Kälte von ca.  $-8^{\circ}$  C. wiederholt ausgesetzt (Versuch B). Es ergab sich folgendes Resultat. Versuch A ergab normale Nachkommenschaft. Versuch B. Von den 48 auf  $-8^{\circ}$  C. abgekühlten Puppen starben 7. Aus den übrigen 41 schlüpfen im Laufe von 7 Tagen Falter, von denen die meisten in verschiedenen Abstufungen, die einen mehr in dieser, die andern mehr in jener Flügelpartie aberrativ verändert waren. Es bestand diese aberrative Veränderung in einer Vergrößerung der dunklen Flecken, so daß diese bei einigen männlichen Exemplaren sogar zusammenflossen. FISCHER paarte nun eines dieser stark aberrativen Männchen mit einem etwas weniger abweichenden Weibchen. Die sich ergebende Brut wurde nun bei gewöhnlicher Temperatur aufgezogen. Es wurden 173 Puppen erhalten und nach ca. 25tägiger Puppenruhe begann das Ausschlüpfen. Anfänglich erschien eine Menge ganz normaler Falter und erst unter den zuletzt schlüpfenden traten 17 aberrative Exemplare auf, die in der Tat ganz im Sinne der Eltern verändert waren und in zwei Stücken dem elterlichen Männchen sogar sehr nahe kamen.

Zu ähnlichen Ergebnissen wie STANDFUSS und FISCHER gelangte SCHRÖDER 1903, welcher mit experimentell melanistisch gemachten Exemplaren von *Abraxas grossulariata* Vererbungsversuche anstellte. Von den unter normalen Temperaturverhältnissen aufgezogenen Nachkommen zeigten manche eine melanistische Verfärbung, die aber nicht so weit ging, wie bei den aberrativen Eltern.

Zum Zwecke des Nachweises der Erblichkeit erworbener Eigenschaften hat R. SEMON 1905 sinnreich erdachte Versuche über die Erblichkeit der tagesperiodischen Blattbewegungen angestellt. Er experimentierte mit *Albixia* (*Acacia*) *lophanta*. Keimlinge dieser Pflanze, die er bei vollkommener Dunkelheit aus Samen gezogen hatte, wurden intermittierender künstlicher Beleuchtung und Verdunkelung ausgesetzt und zwar wurde in einer Reihe von Fällen ein 6stündiger, in einer andern ein 24stündiger Turnus gewählt. Wurde nach mehrwöchiger Einwirkung dieser Belichtungsart mit der intermittierenden Beleuchtung aufgehört und die Pflanzen entweder in dauernder Helligkeit oder in dauernder Dunkelheit gelassen, so setzten sie eine Zeitlang ihre Blattbewegungen fort, aber nicht in dem Turnus, den SEMON zu induzieren versucht hatte, also nicht in 6- bzw. 24stündigen, sondern in 12stündigen Intervallen, obwohl die Pflanze in ihrem individuellen Leben niemals durch einen in



diesem Zeitmaß ablaufenden Wechsel von Originalreizen (photischer oder thermischer Natur) ausgesetzt worden war. Nach SEMON ist damit bewiesen, daß der *Albixia lophanta* die Tendenz zu diesem 12stündigen Turnus angeboren ist, daß die 24stündige Periodizität eine historisch gegebene, ererbte Eigentümlichkeit der Pflanze ist, daß die auf die Vorfahren der Pflanze seit undenklicher Zeit regelmäßig erfolgte Einwirkung der Tagesperiode auf die Pflanze eine erbliche Wirkung ausgeübt hat.

WEISMANN (1906) hat gegen die SEMONSche Deutung geltend gemacht, daß die tagesperiodischen Schlafbewegungen, bzw. die somatischen Grundlagen derselben, als nützliche Erscheinungen durch natürliche Selektion gezüchtet werden konnten und daß man nicht direkte Einwirkung der wechselnden Tageszeiten und erbliche Übertragung der dadurch bewirkten Veränderungen anzunehmen brauche. Dieser Einwand dürfte, wie SEMON zeigte, hinfällig sein, da wohl die spezifische Reaktionsfähigkeit gegen Licht zweifellos als nützliche Erscheinung Selektionswert besaß, die Disposition, diese Reaktion in einer 24stündigen Periode auszuführen, dagegen nicht, denn offenbar genügt der Pflanze bei dem regelmäßigen Wechsel von Tag und Nacht schon die erstere Fähigkeit für sich ganz allein. Von andern Gesichtspunkten aus, indem er die Erbllichkeit der tagesrhythmischen Bewegungen leugnet, ist PFEFFER, der auf dem Gebiete zweifellos kompetenteste Beurteiler, der SEMONSchen Auffassung entgegengetreten. Es handelt sich um sehr schwierige pflanzenphysiologische Fragen, in denen ich selbst mir kein Urteil erlauben darf.

Sehr schöne und wichtige Untersuchungen »über Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen« hat KAMMERER (1907) an unsern Erdsalamandern *Salamandra maculosa* und *atra* angestellt, wenn sie auch wohl für gewisse Auffassungen nicht die Beweiskraft besitzen, die ihnen KAMMERER neuerdings im Anschluß an SEMON beimißt.

Ich halte mich eng an das eigene Referat des Verfassers. *Salamandra maculosa* gebiert speziell in bergigen Regionen 14—72 Larven von durchschnittlich 25 mm Länge, die durch Kiemen, Ruderschwanz und glatte Haut dem Wasserleben angepaßt sind, auch tatsächlich ins Wasser abgesetzt werden und sich dort mehrere Monate aufhalten, bis sie ihre Larvencharaktere resorbieren, Lungen und drüsige Haut bekommen und endlich als Vollsalamander ans Land gehen. Manchmal, besonders im Tiefland, sind jene Larven, obwohl schon vierbeinig, bei der Geburt noch von der Eimembran umschlossen, welche sie aber durch eigene Muskeltätigkeit binnen wenigen Minuten zerreißen.



*Salamandra atra* gebiert nur 2 Junge, aus jedem Uterus eines, die ihre ganze Larvenentwicklung im Mutterleibe absolvieren, bei ihrer Geburt also schon vollkommen ausgebildete, lungenatmende Landtiere, »Vollmolche« sind; jedoch ist hervorzuheben, daß auch bei der Ovulation von *atra* sich ebensoviele Eier, wie bei *maculosa* vom Ovarium loslösen, nur entwickeln sie sich nicht weiter, sondern zerfließen zu einem Dotterbrei, von dem die bevorzugten, sehr lange im Uterus verweilenden Foeten sich ernähren.

*Atra* ist eine Gebirgsform, die nur bis 800 m ins Tal hinuntergeht, während *maculosa* nur bis 1200 m in die Höhe steigt. Wichtig ist nun die Tatsache, daß bei *maculosa* die Embryonen ihre intrauterine Brutzeit um so mehr verlängern, je höher im Gebirge sie vorkommen. Es werden immer weniger Larven auf einem immer vorgerückteren Stadium geboren und die Zahl der Abortiveier und -embryonen nimmt fortschreitend zu.

Umgekehrt verkürzt sich bei *atra* die Zeit, die der Foetus im Uterus zubringt, in dem Maße als sie in tieferen Lagen vorkommt. Die Jungen werden nicht als Vollmolche geboren, sondern zeigen noch Kiemenstummel und es können dann etwas mehr als 2 Junge geboren werden.

KAMMERER vermochte nun durch mechanische Einflüsse (Abmassieren), Temperaturerhöhung und Wasserüberfluß (Gewährung großer Wasserbecken, nasse Umgebung) — durch jeden dieser Faktoren allein, gleichwie durch alle kombiniert — den Zeitpunkt der Geburten zu beschleunigen, durch niedrige Temperatur und Wassermangel (Entzug des Wasserbeckens, den Salamandern gerade noch erträgliches Feuchtigkeitsminimum der Umgebung) zu verzögern. Wirken die experimentellen Bedingungen durch mehrere Trächtigkeitsperioden ununterbrochen auf die Zuchttiere ein, so wird die Veränderung nicht allein verstärkt, sondern auch derart zur Gewohnheit, daß nach Erreichung der Extreme die Faktoren minder streng sein dürfen, ohne daß gleich wieder ein Zurücksinken in die ursprüngliche Fortpflanzungsart herbeigeführt wird.

Man erhält so *maculosa*-Weibchen, welche habituell ovipar sind: Eier von 8,5—9 mm Durchmesser, die einer Nachreife von 9—16 Tagen bedürfen und aus denen die erst mit Vorderbeinen versehenen, 12—15 mm langen Larven nicht durch ihre eigene Muskeltätigkeit, sondern passiv durch Hüllenmazeration frei werden; ferner *maculosa*-Weibchen, welche auf verschiedensten Entwicklungsstufen stehende Larven gebären; endlich *maculosa*-Weibchen, welche Vollsalamander gebären wie *atra* und zwar nur 2—7 an der Zahl, 39—43 mm lang und von fast schwarzer Farbe, welche Jungen, ebenfalls ganz wie

diejenigen von *atra*, den von den übrigen Eiern gebildeten Speisebrei verzehren.

Man erhält des weiteren *atra*-Weibchen, welche vollmolchgebärend bleiben wie im Naturzustande, außerdem aber *atra*-Weibchen, die habituell 35—45 mm lange Larven ins Wasser gebären, und zwar in einer die normale Zwei übersteigenden Zahl (3—9).

KAMMERER gelang es nun in zwei Versuchsreihen — die Zuchtversuche sind außerordentlich mühselig und es dauert  $3\frac{1}{2}$  Jahre von der Geburt an gerechnet, bis die Tiere geschlechtsreif werden — die Nachkommen künstlich beeinflusster Molche großzuziehen.

Er zog 1. geschlechtsreife Nachkommenschaft von infolge Wassermangels als Vollsalamander geborenen *maculosa* (♀ und ♂ der gleichen Versuchskategorie) und 2. fortpflanzungsfähige Nachkommenschaft von infolge Wasserüberfluß als Larven geborenen *atra*.

Dieses Zuchtmaterial unterwarf KAMMERER in 2 Parallelreihen zweifach verschiedenen Experimentalbedingungen.

Eine erste Reihe wurde den nämlichen experimentellen Einwirkungen unterworfen, denen die Eltern unterworfen worden waren.

Die Tiere der zweiten Reihe wurden unter den normalen Verhältnissen der freien Natur gehalten.

Bei den Tieren der ersten Reihe trat die Veränderung sofort gleichstark oder sogar der Elterngeneration gegenüber verstärkt auf, während diese sich doch erst allmählich den neuen Modus hatte aneignen müssen.

Ohne Fortdauer der Versuchsbedingungen, die schon auf die Eltern eingewirkt hatten, wenn die Tiere also unter ihren natürlichen Verhältnissen gehalten wurden, geboren

1. die infolge Wasserreichtum als Larven geborenen *atra*, unter Benutzung des Wasserbeckens zum Geburtsakt, abermals Larven, und zwar 3—5 von 21—40 mm Totallänge und von vornherein guter Adaption fürs Wasserleben, eine davon nach ihrer Metamorphose gelb gesprenkelt;

2. Die infolge Wasserarmut als Vollsalamander geborenen *maculosa* in den bisher erzielten Fällen stets Larven, die aber den normal geborenen in bezug auf das Entwicklungsstadium weit voraus waren, um so mehr, je kürzere Zeit verstrichen war zwischen der Rückversetzung in primäre natürliche Bedingungen und der Geburt.

Hinsichtlich der theoretischen Wertung dieser Versuchsergebnisse teile ich die Bedenken, welche PLATE (1908) in betreff der Auffassung geäußert hat, daß dem Organismus wirklich neue Eigenschaften aufgeprägt worden seien, die sodann auf seine Nachkommen übertragen wurden. Das Verhalten der beiden Salamanderarten auf



den gemeinsamen Grenzgebieten gibt der Vermutung Raum, daß es vorhandene, aber in der Regel verborgen bleibende Anlagen sind, welche durch die veränderten natürlichen oder experimentellen Bedingungen bloß reaktiviert werden und nachwirken. Es handelt sich um eine transgressive adaequate Modifikabilität beider Arten, um regulierbare Ökologismen im Sinne DETTOS, nicht um direkte Anpassungen. *Atra* und *maculosa* sind nahe verwandte Formen und es ist nicht unwahrscheinlich, daß sie in erdgeschichtlich verhältnismäßig nicht weit zurückliegender Zeit aus einer gemeinsamen Stammform nach divergierenden Seiten hervorgegangen sind. Nehmen wir an, daß die Stammform mit Bezug auf das Fortpflanzungsgeschäft und die Brutpflege etwa in ähnlicher Weise polytropisch regulierbar war, wie *Polygonum amphibium* mit Bezug auf die Blattform, so können wir — wenn wir zunächst von den andern Artunterschieden absehen — annehmen, die beiden Arten seien durch Einschränkungen der Einstellungen auf dem gemeinsamen Grenzgebiete entstanden, indem *atra* die extremen Ökologismen nach der *maculosa*-Seite und *maculosa* die extremen Ökologismen nach der *atra*-Seite verlor, wobei die ökologische Variationsbreite beider Arten immerhin noch eine stark transgressive blieb.

Alle bis jetzt erwähnten experimentellen Untersuchungen über Vererbung erworbener Eigenschaften, so bedeutungsvoll sie auch an sich sind, lassen die Frage unentschieden, ob die experimentellen Einflüsse, auch wenn wir annehmen wollen (was nichts weniger als sicher ist), daß sie neue Erscheinungen hervorgerufen haben, durch somatische Induktion oder durch parallele Induktion, durch gleichzeitige Einwirkung auf die Gonocyten, gewirkt haben. Die Versuchsdispositionen sind, wie übrigens FISCHER und KAMMERER selbst zugeben, nicht derartig, daß sie diese Frage einwandfrei entscheiden und FISCHER erklärt sich sogar für die Annahme der Parallelinduktion. Der wirksamste Faktor, Temperatureinflüsse, ist ein Agens, das zweifellos, zumal bei wechselwarmen Tieren und Pflanzen, mit Leichtigkeit bis zu den Keimzellen vordringt. Daß die andern Faktoren, wie Licht, Feuchtigkeit, das »Keimplasma« direkt oder indirekt beeinflussen können, ist durchaus nicht ausgeschlossen. Wir dürfen vielleicht hier an das tagesrhythmische Gebahren der Vogelhämo-proteus nach den Untersuchungen von SCHAUDINN erinnern, die während des Tages an den roten Blutkörperchen in Form von Halteridien schwarmen und während der Nacht als Trypanosomen im Blute schwimmen. Jedenfalls müßte durch Untersuchungen erst festgestellt werden, daß die experimentellen Einflüsse die Gonocyten nicht erreichen oder nicht beeinflussen.



Meines Wissens hat nur ein Experimentator nach dieser Richtung einwandfreie Untersuchungen angestellt. Es ist WILLIAM LAWRENCE TOWER in Chicago. In einem großen Werke berichtet dieser Forscher 1906 über seine durch umfassende Beobachtungen wie durch klare Fragestellung und vortreffliche Versuchsdispositionen gleich ausgezeichneten 11jährigen Untersuchungen über die Chrysomelidengattung *Leptinotarsa* und speziell über den berüchtigten Koloradokartoffelkäfer, *L. decemlineata*. Die Ergebnisse sind von größter Bedeutung sowohl für die Variations- als für die exakte Vererbungslehre.

TOWER untersuchte den Einfluß von experimentell hervorgebrachten Abweichungen von den natürlichen Verhältnissen mit Rücksicht auf Temperatur, Feuchtigkeit, Nahrung, Licht, Bodenbeschaffenheit, Zusammensetzung der Luft und Luftdruck.

Er kam zu folgenden Resultaten, die, wie er glaubt, für alle Insekten gültig sind.

Die verschiedenen Faktoren, welche die Lebenslage, den »environmental complex« bedingen, haben keinen spezifischen Einfluß auf Färbung und Zeichnung des Käfers. Sie alle wirken nur als Stimuli, als Reize, indem sie die Bildung der Pigmente beschleunigen oder verlangsamen und so die Färbung modifizieren

a) in melanistischer oder albinistischer Richtung. Das sind die wichtigsten Richtungen.

b) In der Weise, daß bestimmte Pigmentbezirke oder Gruppen solcher unterdrückt oder verstärkt werden.

c) Derart, daß die Farben verändert werden.

Die wirksamsten Faktoren sind dabei die Temperatur und die Feuchtigkeit. Feuchtigkeit wirkt stärker als Temperatur. Bodenbeschaffenheit und veränderter Luftdruck wirken nur indirekt durch die erstgenannten beiden Faktoren. Die Wirkung der Nahrung, des Lichtes und anderer Faktoren ist sehr gering. Jeder Faktor ruft sofort das Maximum der Reaktion hervor, die er überhaupt hervorzurufen vermag. Dieses Maximum bleibt konstant, solange der Reiz konstant bleibt, es variiert, wenn der Reiz variiert und verschwindet mit dem Reiz. Die Veränderungen, welche ein Reiz (z. B. erhöhte oder herabgesetzte Temperatur) in der Färbung und Zeichnung des Käfers hervorruft, sind exakt die gleichen, mag der Reiz das ganze Leben hindurch vom Ei bis zum geflügelten Insekt, oder nur während der Puppenperiode eingewirkt haben. Eine Summierung des Effektes findet nicht statt. Wirkt der Reiz bloß während der Larvenperiode, so wird wohl die Färbung der Larve beeinflusst, keineswegs aber die der Imaginalform.

Bei Steigerung des Reizes über den normalen der freien Natur

hinaus oder unter denselben hinunter äußert sich die Färbungs- und Zeichnungsreaktion zuerst in zunehmend melanistischer, über eine gewisse Reizschwelle hinaus in zunehmend albinistischer Richtung. Die Einwirkung veränderter äußerer Faktoren ruft niemals neue Kombinationen von Färbungsmerkmalen hervor. — Die experimentell erzeugten Farbenmodifikationen gleichen denjenigen, die man in der freien Natur in derjenigen Jahreszeit oder an denjenigen Standorten antrifft, welche die gleichen äußern Bedingungen aufweisen, in welche das Experiment die Tiere versetzt. Arten, welche in der Natur sehr variabel sind, zeigen dieselbe Variabilität auch beim Experiment (Larven- und Puppenperiode). Die experimentell hervorgerufenen somatischen Färbungsmodifikationen sind nicht erblich. »Unter Tausenden von somatischen Variationen«, die TOWER experimentell erzeugt hat, »zeigte sich bei keiner einzigen auch nur das leiseste Anzeichen von Erbllichkeit.« TOWER hat *L. decemlineata* während ihrer Entwicklung 8, ja sogar bis 12 Generationen hindurch dem Einflusse erhöhter oder herabgesetzter Temperatur ausgesetzt, ohne irgendwie erbliche Wirkungen zu erzielen. Hört die Einwirkung auf, so kehren die Tiere sofort zum Normalzustande zurück. Auch Selektion ist machtlos.

Solange während der Ontogenie die Färbung durch äußere Faktoren beeinflusst werden kann, erweisen sich die Geschlechtszellen (die Spermatogonien und Oogonien befinden sich erst in der Teilungsperiode) als vollständig unbeeinflussbar.

Nach TOWER kommen in der freien Natur erbliche Farbenvarietäten vor, die sich von rein somatischen ephemeren Farbenmodifikationen, welche experimentell hervorgerufen werden können, durch bloße Inspektion nicht unterscheiden lassen.

Ich komme jetzt zum zweiten Teile der TOWERSchen Untersuchungen.

Bei *Leptinotarsa* beginnt die Wachstums- und Reifungsperiode der Geschlechtszellen erst beim ausgefärbten erwachsenen Käfer, erst wenn äußere Faktoren die Färbung und Zeichnung des Käfers nicht mehr beeinflussen können. Gerade die Wachstums- und Reifungsperiode und nur diese erweist sich aber bei dieser Käfergattung als die sensible, während welcher die Gonocyten beeinflussbar sind. Dieser Umstand gibt die willkommene Gelegenheit, das Experiment einwandfrei so einzurichten, daß derselbe experimentelle Faktor das eine Mal nur auf das Soma, das andre Mal nur auf die Geschlechtszellen wirkt. Die Wirkungen auf das Soma haben sich, wie mitgeteilt, als nicht erblich erwiesen.

Eine zweite biologische Eigentümlichkeit von *Leptinotarsa* ist geeignet, die Beweiskraft der Experimente wesentlich zu erhöhen. Das Weibchen legt nämlich die befruchteten Eier (Durchschnittszahl bei der Gattung etwa 375) nicht alle auf einmal ab, sondern in Zeitintervallen von event. mehreren Tagen in sukzessiven Schüben oder Portionen. Jeder Schub ist in den weiblichen Leitungswegen scharf getrennt vom vorhergehenden sowohl als vom nachfolgenden, so daß während ein Schub sich in dem sensiblen Stadium befindet, ein anderer nachrückender Schub erst durch unbeeinflussbare Keimzellen, die der Teilungszone der Gonade angehören, repräsentiert wird.

Ein erster Versuch TOWERS wurde an der Form *pallida* angestellt, die vielleicht am besten als eine Unterart von *decemlineata* bezeichnet wird und von dieser in charakteristischer Weise in albinistischer Richtung abweicht. Wenn auf 207891 Coloradokäfer 118 Repräsentanten von 9 Mutationen, Unterarten, konstanten Varietäten usw. gezählt wurden, so war speziell *pallida* durch 63 Individuen repräsentiert. Zuchtversuche an in der freien Natur gesammelten Exemplaren (ohne Selektion, 7 Generationen) zeigten die völlige Konstanz der Form. Kreuzungsversuche mit der Stammform *decemlineata* ergaben 1) vollkommene Dominanz des *decemlineata*-Stammcharakters, 2) typische Spaltung in der  $F_2$ -Generation und Konstanz der rezessiven *pallida*-Exemplare dieser Generation. — Von großer Bedeutung ist, daß, obschon sich *pallida* mit der Stammform fruchtbar kreuzt, sie sich doch in ihren geschlechtlichen Neigungen schon fast wie eine Art verhält. TOWER vereinigte in einem und demselben Zuchtbehälter 10 Männchen und 12 Weibchen von *pallida* mit 15 Männchen und 15 Weibchen von *decemlineata* und überließ sie der freien Betätigung ihres Geschlechtstriebes. Es wurden daraufhin sowohl beide Formen der hybriden Paarungen, als die beiden legitimen Kopulationen beobachtet, wobei sich die letzteren zu den ersteren wie 7 zu 1 verhielten.

Im Mai 1901 unterzog TOWER 4 Männchen und 4 Weibchen von *decemlineata*, die überwintert hatten, der Einwirkung einer extrem hohen Temperatur (durchschnittlich 35° C) und der Trockenheit (5% unter dem Durchschnitt der freien Natur), bei niederem Luftdruck. Dieser Einwirkung blieben die Käfer während der Wachstums-, Reifungs- und Befruchtungsperiode der ersten drei Schübe oder Gelege von Eiern unterworfen, die Eier selbst aber wurden sofort nach ihrer Ablage in normale Verhältnisse versetzt (Gruppe A).

Auch die Käfer wurden in normalen Verhältnissen weiter gehalten, so daß die Eier der letzten 2 Gelege unter diesen normalen Verhältnissen reifen und befruchtet wurden (Gruppe B). Beide Gruppen



wurden bis zum erwachsenen Stadium in normaler Lebenslage aufgezogen.

In Gruppe A schlüpften 506 Larven aus, von diesen erreichten 96 den erwachsenen Zustand. Von diesen gehörten 82 dem Biotypus *pallida*, 2 der Varietät *immaculothorax* und 14 dem unveränderten Biotypus der Art *decemlineata* an.

Von Gruppe B mit 319 Eiern gelang es TOWER, 61 erwachsene Käfer, alle vom Normaltypus *decemlineata*, zu ziehen.

Die 2 *immaculothorax* der A-Gruppe gingen an einer Infektionskrankheit zugrunde, ebenso alle *pallida* mit Ausnahme von 2 männlichen Exemplaren.

Diese letzteren wurden mit typischen *decemlineata*-Weibchen gekreuzt und ergaben eine uniforme  $F_1$ -Heterozygotengeneration mit dem dominanten *decemlineata*-Charakter.

Die B-Gruppe erwies sich bei Weiterzucht in der nächsten Generation als konstant.

Einige wenige  $F_1$ -Hybride der A-Gruppe überstanden den Winter und ergaben bei Inzucht eine typisch mendelnde Spaltung in *pallida*, *decemlineata* und Hybride; die letzteren waren von den *decemlineata* nicht zu unterscheiden.

Die durch experimentelle Beeinflussung der Geschlechtszellen von *decemlineata* während ihres sensiblen Stadiums erzielten *pallida* zeigten also nicht nur das nämliche äußere Kleid, sondern auch die gleichen Erblichkeitsverhältnisse wie die konstante Freilandform *pallida*.

Ein angestellter Parallelversuch ist zu wichtig, als daß wir ihn übergehen dürften.

Käfer derselben Generation von typischen *decemlineata*, die dem vorigen Versuch als Ausgangspunkt dienten, wurden vom Mai 1901 bis Mai 1902 unter normaler Lebenslage weitergezüchtet und erwiesen sich als konstante Formen. Vom Mai 1902 an wurde ein Teil dieser Zucht während der ersten Hälfte der Fortpflanzungsperiode dem Einfluß erhöhter Wärme und Trockenheit ausgesetzt und lieferte 409 beeinflusste Eier (Gruppe A). Während der zweiten Hälfte der Fortpflanzungsperiode wurden die nämlichen Käfer in normaler Lebenslage gehalten und lieferten 840 experimentell unbeeinflusste Eier (Gruppe B).

Von den 409 beeinflussten Eiern der Gruppe A erreichten 64 den erwachsenen Zustand. Davon erwiesen sich

20 Ex. als typische *decemlineata* (12 ♂ 8 ♀) Gruppe A<sub>1</sub>,

23 Ex. als var. *pallida* (10 ♂ 13 ♀) Gruppe A<sub>2</sub>,

5 Ex. als var. *immaculothorax* (2 ♂ 3 ♀) Gruppe A<sub>3</sub>,

16 Ex. als var. *albida* (9 ♂ 7 ♀) Gruppe A<sub>4</sub>.

Die Weiterzucht von Gruppe A<sub>1</sub> und B ergab in allen folgenden, gezüchteten Generationen typische *decemlineata* mit 2 Generationen im Jahr, wie das für die Art und die Gruppe, zu der sie gehört, charakteristisch ist. Eine Ausnahme machte ein Teil der Nachkommenschaft in der dritten Generation von A<sub>1</sub>, welcher nun plötzlich anfang, 5 Generationen im Jahr anstatt der normalen und sonst ganz konstanten 2 zu bilden. Diese auffällige physiologische Veränderung im jährlichen Fortpflanzungszyklus wiederholte sich bei Fortführung der Zucht in den nächsten Jahren.

TOWER wiederholte solche Experimente an der tropischen Art *multitaeniata*, mit dem nämlichen Resultate, daß, wenn die Imaginalform der Käfer während der sensiblen Periode ihrer Geschlechtszellen starken Reizen ausgesetzt wurde, sofort eine große Anzahl extremer erblicher Veränderungen auftraten.

Alle diese wichtigen Experimente zeigen einwandfrei, daß bei *Leptinotarsa* experimentell hervorgerufene Veränderungen rein somatischer Natur nicht vererbt werden, daß es keine Vererbung erworbener Eigenschaften durch somatische Induktion gibt. Bei *Leptinotarsa* entstehen erbliche Variationen im Experiment nur bei Einwirkung starker Reize auf die Geschlechtszellen (das Keimplasma WEISMANN'S) durch Veränderung ihrer genotypischen Grundlage, und zwar nur dann, wenn sich die Geschlechtszellen während der Einwirkung im »sensiblen Stadium« befinden. Die experimentell durch Einwirkung auf das sensible Stadium der Keimzellen hervorgerufenen konstanten Formen entsprechen solchen, die man in der freien Natur antrifft. Es wurden aber experimentell auch neue erbliche Veränderungen hervorgerufen, z. B. die *decemlineata*-Rasse mit 5 Jahresgenerationen. TOWER sagt, daß 11jährige Untersuchungen der Gattung *Leptinotarsa* und verwandter Gattungen gezeigt haben, daß weder in dieser noch in verwandten Familien irgendeine Form mit normalen 5 Jahresgenerationen vorkommt. — Die Experimente zeigen ferner, daß es keine spezifische Reaktion, keine spezifische Antwort auf einen gegebenen einwirkenden Faktor gibt, und daß die verschiedensten Faktoren dieselben Reaktionen hervorrufen können. Die Faktoren der Lebenslage wirken nur als Reize. Die besondere Form der Antwort wird ausschließlich von Faktoren bestimmt, die im Organismus liegen. Da bei Einwirkung einer und derselben Qualität von Reizen verschiedene neue erbliche Formen entstehen und außerdem durch TOWER der Nachweis erbracht ist, daß alle stark

abweichenden Mutationen von *Leptinotarsa decemlineata* gegenüber der Stammform als Mitteltypus sich in der freien Natur nicht halten können, daß also die Neubildungen nicht adaptiver Natur sind, so ist der Schluß unvermeidlich, daß die Resultate der TOWERSchen experimentellen Forschung mit der LAMARCKschen oder Neo-Lamarckistischen Lehre der direkten, zweckmäßigen Anpassung absolut unvereinbar sind.

Resumierend müssen wir sagen: Erbliche Eigenschaften, höchstwahrscheinlich auch erbliche neue Eigenschaften können als direkte Reaktionen auf äußere Reize auftreten. Es gibt also eine Vererbung erworbener Eigenschaften. Aber soweit die experimentelle Erfahrung reicht, sind alle erblichen Neubildungen plastogen. Schon der Nachweis der reinen Linien und das ganze Erfahrungsmaterial über alternative Vererbung sprechen gegen die Annahme einer Vererbung durch somatische Induktion, gegen die Abbildungs- oder Übertragungstheorie. Die Experimente von TOWER an *Leptinotarsa*, bis jetzt die einzigen einwandfreien, beweisen direkt, daß bei dieser Form somatogene Neubildungen nicht vererbt werden.

---

Doch es ist höchste Zeit, daß ich schließe. Zweifellos sind die Resultate des verflossenen Dezenniums experimenteller Vererbungsforschung im höchsten Grade revolutionär. Zeigen sie einerseits, daß wir erst am Anfang der exakten Forschung stehen, so eröffnen sie die verlockende Aussicht auf ungeahnte neue vielverheißende Gebiete fruchtbarer biologischer Forschung. Man möchte wieder jung werden, um intensiver mitarbeiten zu können.

Den Schlußsatz meines Referates entlehne ich BATESON, dem hochverdienten Mitbegründer und unermüdlichen Förderer der modernen biogenetischen Forschung. Nachdem er betont, daß die DARWINSche Entwicklungslehre unter dem neuen Lichte der Resultate der exakten Variations- und Erbllichkeitsforschung revidiert werden muß und daß an Stelle allgemeiner Erörterungen immer mehr peinlich genaue Analyse zu treten hat, ruft er aus: »Niemand wird mich mangelnder Ehrerbietung vor dem großen Manne zeihen, dessen Zentenarfeier wir dieses Jahr begehen. DARWIN hat uns zuerst gezeigt, daß die Arten eine lesbare Geschichte haben. Wenn sich bei einer neuen Lektüre dieser Geschichte Abweichungen von dem von ihm zuerst festgestellten Text ergeben — seinem furchtlosen Geiste werden sie nichts anhaben.«

---



### Liste der wichtigsten benutzten Literatur.

1902. BATESON, W., MENDELS Principles of Heredity. Cambridge.
1902. — and Miss E. R. SAUNDERS, Reports to the Evolution committee. Report I. Experiments undertaken by W. B. and E. R. S. Royal Society.
1905. — — PUNNETT, R. C., and HURST, C. C., Reports to the Evolution Committee. Report II. Experimental Studies in the Physiology of Heredity. HURST C. C. Experiments with Poultry. London.
1906. — — — Experimental Studies in the Physiology of Heredity. Report III to the Evolution Committee of the Royal Society.
1907. — The progress of genetics since the rediscovery of MENDELS papers. *Progressus rei botanicae*. Fortschritte d. Botanik, von Lotsy. Bd. 1. Heft 2. Jena, G. Fischer.
1908. —, Miss E. R. SAUNDERS and R. C. PUNNETT, Experimental Studies in the Physiology of Heredity. Rep. to the Evolution Committee of the R. Soc. Rep. IV. London.
1909. —, Methoden und Ziel der Vererbungslehre. (Übersetzung von »The methods and scope of genetics, an inaugural lecture delivered 23. October 1908«. Cambridge, at the University Press 1908.) Biol. Zentralbl. Bd. 29. Nr. 10.
1909. — Mendels Principles of Heredity. Cambridge, at the University Press.
1907. BAUR, ERWIN, Untersuchungen über die Erblchkeitsverhältnisse einer nur in Bastardform lebensfähigen Sippe von *Antirrhinum majus*. Ber. D. Bot. Ges. Bd. 25. Heft 8.
1908. — Einige Ergebnisse der experimentellen Vererbungslehre. Beihefte zu »Medizinische Klinik«. Heft 10.
1905. BIFFEN, R. H., MENDELS laws of Inheritance and Wheat breeding *J. Agric. Sci.* 1. Cambridge 1905.
1905. CASTLE, W. E., Heredity of Coat Characters in Guinea Pigs and Rabbits. Carnegie Institution of Washington, Publication Nr. 23.  
(Auch: Papers of Station for experimental evolution at Cold Spring Harbor, New York. Nr. 1; auch: Contrib. Zool. Lab. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Nr. 153.)
1907. — Color Varieties of the Rabbit and of other Rodents; their Origin and Inheritance. *Science*. N. S. Vol. 26. Nr. 661.
1900. CORRENS, C., G. MENDELS Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 17. Heft 4.
1901. — Bastarde zwischen Maisrassen, mit besonderer Berücksichtigung der Xenien. *Bibl. Bot. Originalabhandl. a. d. Gesamtgebiete d. Botanik*. Heft 53.
1903. — Über Bastardierungsversuche mit *Mirabilis*-Sippen. Erste Mitteilung. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Jahrg. 1902. Bd. 20. Heft 10.
1903. — Weitere Beiträge zur Kenntnis der dominierenden Merkmale und der Mosaikbildung der Bastarde. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 21. Heft 3.
1904. — Zur Kenntnis der scheinbar neuen Merkmale der Bastarde. Zweite Mitteilung über Bastardierungsversuche mit *Mirabilis*-Sippen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 23. Heft 2.
1905. — Einige Bastardierungsversuche mit anomalen Sippen und ihre allgemeinen Ergebnisse. *Jahrb. wiss. Bot.* Bd. 41. Heft 3.

1905. CORRENS, C., Über Vererbungsgesetze. Vortrag, gehalten in der gemeinschaftlichen Sitzung der naturwissenschaftlichen und der medizinischen Hauptgruppe der Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte in Meran am 27. September 1905. Berlin, Bornträger.
1907. — Die Bestimmung und Vererbung des Geschlechts, nach Versuchen mit höheren Pflanzen. Arch. Rassen- u. Gesellsch.-Biol. Jahrg. 4. Heft 6.
1908. — Weitere Untersuchungen über die Geschlechtsformen polygamer Blütenpflanzen und ihre Beeinflussbarkeit. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 45. Heft 4.
1902. COUTAGNE, G., Recherches expérimentales sur l'Hérédité chez les vers à soie. Bull. Sc. France Belgique. Vol. 37.
1902. CUÉNOT, L., La loi de MENDEL et l'hérédité de la pigmentation chez les souris. Arch. Zool. expér. génér. 3. sér. Vol. 10. Notes et Revue.
- 1903–1904. — L'hérédité de la pigmentation chez les Souris. 2. note. Arch. Zool. expér. génér. 4. sér. Vol. 1. Notes et Revue. 3. note. ibid. Vol. 2. 1904.
1905. — Les races pures et leurs combinaisons chez les Souris. 4. note. Arch. Zool. exp. génér. 4. sér. Vol. 3. Notes et Revue.
1907. — L'hérédité de la pigmentation chez les Souris. 5. note. Arch. Zool. expér. génér. (4) Vol. 6. Notes et Revue.
1908. — Sur quelques anomalies apparentes des proportions Mendéliennes. 6. note. Arch. Zool. expér. (4) Vol. 9. Notes et Revue.
1905. DARBISHIRE, A. D., On the Supposed Antagonism of Mendelian to Biometric Theories of Heredity. Mem. Proceed. Manchester Lit. Philos. Soc. Vol. 49. Part II. Nr. 6.
1906. — On the Difference between Physiological and Statistical Laws of Heredity. Mem. Proc. Manchester. Liter. Philos. Soc. Session. 1905–06. July 1906.
1907. — On the Result of Crossing Round with Wrinkled Peas, with Especial Reference to their Starch-grains. Proc. R. Soc. B. Vol. 80.
1875. DARWIN, CHARLES, Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. 2. Ausgabe. Übersetzt von J. Victor Carus. 2 Bde. Stuttgart 1878.
1904. DAVENPORT, C. B., Colour inheritance in Mice. Wonderhorses and Mendelism. Science N. S. Vol. 19. Nr. 472–473.
1906. — Inheritance in Poultry. Washington. Publications of the Carnegie Institution of Washington. Nr. 52. Auch Papers of the Station for experimental Evolution. Nr. 7.
1904. DETTO, CARL, Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem. Versuch einer methodologischen Kritik des Erklärungsprinzipes und der botanischen Tatsachen des Lamarckismus. Jena, Gustav Fischer.
1908. DONCASTER, L., On Sex-Inheritance in the moth *Abraxas grossulariata* and its var. *lacticolor*. Rep. Evol. Committee. Rep. IV. London.
1901. FISCHER, E., Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. Allg. Z. Entomol. Bd. 6. Nr. 4.
1906. HAACKE, WILHELM, Die Gesetze der Rassenmischung und die Konstitution des Keimplasmas zuchtanalytisch ermittelt. Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. 21. Heft 1.

1904. HÄCKER, V., Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Ein kritisches Referat. Zool. Jahrb. Suppl. 7.
1908. — Über Axolotlkreuzungen. II. Mitteilung (Zur Kenntnis des partiellen Albinismus). Verh. D. Zool. Ges. Stuttgart 1908.
1907. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Ergebnisse Fortschr. Zool. Bd. 1. Jena, G. Fischer.
1908. HANEL, ELISE, Vererbung bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung von *Hydra grisea*. Züricher Dissertation. Jena, G. Fischer, 1907. Jenaische Z. Naturw. Bd. 43.
1906. HEIDER, KARL, Vererbung und Chromosomen. Vortrag, gehalten am 27. September 1905 in der Gesamtsitzung der beiden wissenschaftlichen Hauptgruppen der 77. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Meran.
1905. HURST, C. C., Experimental Studies on Heredity in Rabbits (assisted by the Elizabeth Thompson Science Fund). Journ. Linn. Soc. Vol. 29. Nr. 191. Zool.
1908. JENNINGS, H. S., Heredity, Variation and Evolution in Protozoa. 1. The fate of new structural Characters in Paramecium, in Connection with the Problem of the Inheritance of acquired Characters in unicellular organisms. J. exper. Zool. Vol. 5. Nr. 4. June.
1908. — II. P. Americ. Phil. Soc. Vol. 47. Nr. 190.
1903. JOHANNSEN, W., Über Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien. Jena.
1909. — Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Deutsche, wesentlich erweiterte Ausgabe in 25 Vorlesungen. Jena, G. Fischer.
1907. KAMMERER, PAUL, Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassungen. I. u. II. Mitteilung: Die Nachkommen der spätgeborenen *Salamandra maculosa* und der frühgeborenen *Salamandra atra*. Arch. Entwicklungsmechanik. Bd. 25. Heft 1/2. Autoreferat, ausführlich in Z. indukt. Abst. Vererbungsl. Bd. 1. Heft 1/2. 1908.
1901. KORSCHINSKY, S., Heterogenesis und Evolution. Ein Beitrag zur Theorie der Entstehung der Arten. Übersetzt aus dem Russischen von S. TSCHULOK-Zürich. Flora. Allg. Bot. Z. Ergänzungsband Bd. 89.
1896. LANG, ARNOLD, Kleine biologische Beobachtungen über die Weinbergschnecke (*Helix pomatia* L.). Vierteljahrsschr. der naturf. Ges. Zürich. 41. Jahrg.
1904. — Über Vorversuche zu Untersuchungen über die Varietätenbildung von *Helix hortensis* Müller und *Helix nemoralis* L. in: Festschrift für ERNST HAECKEL. Jena, Gustav Fischer.
1906. — Über die MENDELSchen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unseren Hain- und Gartenschnecken. Vortrag. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Luzern 1905, H. Keller.
1908. — Über die Bastarde von *Helix hortensis* Müller und *Helix nemoralis* L. Eine Untersuchung zur experimentellen Vererbungslehre. Mit Beiträgen von H. BOSSHARD, PAUL HESSE und ELISABETH KLEINER. Jena, Gustav Fischer.
1904. LOCK, R. H., Studies in Plant Breeding in the Tropics. I. Ann. R. Bot. Gard. Peradeniya. Vol. 2. p. 299—356.
1906. — Plant Breeding in the Tropics. III. Experiments with maize. Ann. Roy. Bot. Gard. Peradeniya. 3. pt. 2. p. 95—184. November.



1907. LOCK, R. H., Recent Progress in the Study of Variation, Heredity and Evolution. London, John Murray.
1905. MACDOUGAL, D. T., assisted by A. M. VAIL, G. H. SHULL, and J. K. SMALL, Mutants and Hybrids of the *Oenotheras*. Carnegie Institution of Washington, Publication Nr. 24. Auch: Papers of Station for experimental evolution at Cold Spring Harbour, New York, Nr. 2.
1908. MEISENHEIMER, JOHANNES, Über den Zusammenhang von Geschlechtsdrüsen und sekundären Geschlechtsmerkmalen bei den Arthropoden. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 18. Jahresvers. Stuttgart 1908.
1908. — Über Flügelregeneration bei Schmetterlingen. Zool. Anz. Vol. 33. Nr. 21. Dezember.
- 1865—1869. MENDEL, GREGOR, Versuche über Pflanzenhybriden. Zwei Abhandlungen (1865 und 1869). Herausgegeben von ERICH TSCHERMAK. Ostwalds Klassiker der exakten Wissensch. Nr. 121. Leipzig, W. Engelmann 1901.
1905. — Briefe an CARL NÄGELI 1866—1873. Ein Nachtrag zu den veröffentlichten Bastardierungsversuchen MENDELS. Abh. math.-phys. Kl. K. Sächs. Ges. Wiss. Bd. 29. Nr. 3. Herausgegeben von C. CORRENS.
1905. MORGAN, T. H., The assumed purity of the germ cells in Mendelian results. Science. N. S. Vol. 22. Nr. 574.
1906. — Are the Germ-Cells of Mendelian Hybrids »Pure«? Biol. Zentralbl. Bd. 26. Nr. 10.
1907. — Experimental Zoölogy. New York, The Macmillan Company.
1908. PFEFFER, W., Die Entstehung der Schlafbewegungen bei Pflanzen. Biol. Zentralbl. Bd. 28. Nr. 11 u. 12.
1908. PLATE, LUDWIG, Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. Ein Handbuch des Darwinismus. Dritte, sehr vermehrte Auflage. Leipzig, Wilh. Engelmann.
1903. SCHRÖDER, CHR., Die Zeichnungsvariabilität von *Abraxas grossulariata*, gleichzeitig ein Beitrag zur Deszendenzlehre. Allg. Z. Entomol. Bd. 8.
1905. SEMON, R., Über die Erbllichkeit der Tagesperiode. Biol. Zentralbl. Bd. 25. Nr. 8.
1907. — Beweise für die Vererbung erworbener Eigenschaften. Ein Beitrag zur Kritik der Keimplasmatheorie. Arch. Rassen- u. Gesellsch.-Biol. Jahrg. 4. Heft 1.
1908. — Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. 2. Aufl. Referat von GODLEWSKI in Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen von ROUX. Bd. 26.
1908. — Hat der Rhythmus der Tageszeiten bei Pflanzen erbliche Eindrücke hinterlassen? Biol. Zentralbl. Bd. 28. Nr. 7.
1908. SHULL, GEORGE HARRISON, Some new cases of Mendelian inheritance. Bot. Gazette. 45. February.
1908. — The Composition of a Field of Maize. Amer. Breeders Assoc. Vol. 4.
1908. — A new Mendelian ratio and several types of Latency. Amer. Naturaliste. Vol. 42. Nr. 499. July.
1896. STANDFUSS, M., Handbuch der paläarktischen Groß-Schmetterlinge für Forscher und Sammler. Zweite, gänzlich umgearbeitete und durch Studien zur Deszendenztheorie erweiterte Auflage. Jena, G. Fischer.

1898. STANDFUSS, M., Experimentelle zoologische Studien mit Lepidopteren. Denkschr. Schweiz. Naturf. Gesellsch. Bd. 36. 1.
1906. — Die Resultate dreißigjähriger Experimente mit Bezug auf Artenbildung und Umgestaltung in der Tierwelt. Vortrag. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Luzern 1905. H. Keller.
1907. — Jüngste Ergebnisse aus der Kreuzung verschiedener Arten und der Paarung zweier Lokalrassen derselben Art. Mitt. Schweiz. entomol. Ges. Bd. 11. Heft 6.
1909. — Die Umgestaltung der Schmetterlinge durch Temperaturexperimente. Meyers Großes Konversations-Lexikon. 6. Aufl. Bd. 21 mit Fig. im Text und 2 Taf. in Farbendr.
1908. THOMSON, J. ARTHUR, Heredity. London, John Murray. Progressive Science Series.
1906. TOWER, WILLIAM LAWRENCE, An investigation of evolution in Chrysomelid Beetles of the genus *Leptinotarsa*. Carnegie Instit. Washington. Publication Nr. 48. — Papers Station Exper. Evolution Cold Spring Harbor. New York. Nr. 4.
1906. TOYAMA, K., Studies on the Hybridology of Insects. I. On some silkworm Crosses, with special reference to MENDELS Law of Heredity. Bull. Coll. Agricult. Tokyo Imp. Univ. Vol. 7.
1900. TSCHERMAK, E., Über künstliche Kreuzung bei *Pisum sativum*. Z. landw. Versuchsw. Österr. Jahrg. 3. Heft 5.
1903. — Die Lehre von den formbildenden Faktoren (Variation, Anpassung, Selektion, Mutation, Kreuzung) und ihre Bedeutung für die rationelle Pflanzenzüchtung. Jahrb. Pflanzen- und Tierzüchtung. 1903.
1903. — Die Theorie der Kryptomerie und des Kryptohybridismus. I. Über die Existenz kryptomerer Pflanzenformen. Beihefte z. bot. Zentralbl. 1903. Bd. 16.
1904. — Weitere Kreuzungsstudien an Erbsen, Levkojen und Bohnen. Z. landwirthsch. Versuchswesen Österreich.
1905. — Die MENDELSche Lehre und die GALTONSche Theorie vom Ahnenerbe. Arch. Rassen- u. Gesellschafts-Biologie. Jahrg. 2.
1906. — Über die Bedeutung des Hybridismus für die Deszendenzlehre. Biol. Zentralbl. Bd. 26. Nr. 24.
1908. — Der moderne Stand des Vererbungsproblems. Ein Vortrag. Arch. Rassen- u. Gesellschafts-Biologie. Jahrg. 5. Heft 3.
1900. DE VRIES, HUGO, Das Spaltungsgesetz der Bastarde. Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 18.
- 1901—1903. — Die Mutationstheorie. Versuche und Beobachtungen über die Entstehung der Arten im Pflanzenreich. Leipzig, Veit & Co. 2 Bde.
1906. — Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. An der Universität von Kalifornien gehaltene Vorlesungen. Deutsch von H. KLEBAHN. Berlin, Gebrüder Bornträger.
1906. WEISMANN, AUGUST, RICHARD SEMONS »Mneme« und die »Vererbung erworbener Eigenschaften«. Arch. Rassen- u. Gesellschafts-Biol. Jahrg. 3. Heft 1.
1907. WHELDALF, M. MISS, The Inheritance of Flower Colour in *Antirrhinum majus*. Proc. R. S. Vol. 79.

1906. WILSON, EDMUND B., Studies on Chromosomes. III. The sexual differences of the Chromosome-groups in *Hemiptera*, with some considerations on the determination and inheritance of Sex. Journ. Experim. Zoölogy. Vol. 3. Nr. 1.
1909. — Studies on Chromosomes. IV. The »accessory« Chromosome in *Syromastes* and *Pyrrochoris* with a comparative review of the Types of sexual differences of the chromosome groups. Journ. Exp. Zoöl. Vol. 6. Nr. 1. January.
1909. — Studies on Chromosomes. V. The Chromosomes of *Metapodius*. A Contribution to the Hypothesis of the genetic continuity of Chromosomes. Journ. Experim. Zoölogy. Vol. 6. Nr. 2. February.
1907. WINKLER, H., Über Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären. Ber. D. Bot. Ges. Bd. 25.
1908. — *Solanum tubingense*, ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten. Ber. D. Bot. Ges. Jahrg. 26. Heft 8.
1909. — Weitere Untersuchungen über Pfropfbastarde. Z. für Botanik. Jahrg. 1. Heft 5. Jena, G. Fischer.
1905. WOOD, T. B., Note on the inheritance of horns and face colour in sheep. Journ. Agricult. Soc. Vol. 1. part 3.
1905. ZIEGLER, HEINR. ERNST, Die Vererbungslehre in der Biologie. Jena 1905.

### Zu Tafel I und II.

Tafel I. Das MENDELSche Gesetz für Monohybride bei *Helix (Tachea) hortensis* Müll. Die dargestellten Exemplare sind nicht Original-Zuchtexemplare.

Tafel II. Das MENDELSche Gesetz für Dihybride bei *Zea Mays*. Xenien- bzw. Endosperm-Bastarde.

Geschäftliche Mitteilungen. Herr F. WINTER macht die Mitteilung, daß die Direktion des Zoologischen Gartens den Mitgliedern der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in sehr entgegenkommender Weise für die Zeit der Tagung freien Eintritt in den Zoologischen Garten gewährt hat, wofür der Herr Vorsitzende den Dank der Gesellschaft ausspricht.

Es folgt der Vortrag des Herrn Prof. F. RICHTERS (Frankfurt a. M.):

### Marine Tardigraden.

(Mit Taf. III und 11 Textfiguren.)

Wir kennen zur Zeit gegen 80 Arten Tardigraden; von diesen sind sieben Meeresbewohner.

Alle landbewohnenden Tardigraden sind feuchtigkeitsliebend; bei Trockenheit verfallen sie in einen Schlaf, während dessen die Lebensfunktionen aufzuhören scheinen. Zwei und ein halbes Jahr habe ich Moos aus Spitzbergen in einer Pappschachtel mit durchlöcherter Deckel in der relativ trockenen Luft meines Arbeitszimmers aufbewahrt und habe dann, nach Anfeuchten der Moospolster, *Makrobiotus Hufelandi* und *Milnesium tardigradum* wieder erwachen sehen. Zu



feucht kann es den Bärtierchen wohl kaum werden. Man trifft im Frühjahr typische Landbewohner in Pfützen, in denen sie sich anscheinend sehr wohl fühlen. Meines Wissens sind noch keine Versuche gemacht, ob es Bärtierchen gibt, die man ertränken kann.

Die ersten Tardigraden, die man 1773—1785 kennen lernte, waren Süßwasserbewohner; man nannte sie »Wasserbären« und im Englischen heißen sie noch heutzutage »waterbears«. DOYÈRE, der 1839 die grundlegende Arbeit über diese Tiergruppe schrieb, kannte nur Landformen; erst DUJARDIN unterschied 1851 zwei Süßwasserformen und benannte sie wissenschaftlich als *Makrobiotus lacustris* und *makronyx*. Diese beiden typischen Süßwasserformen findet man aber gelegentlich auch in feuchten Moosen; eine scharfe Grenze zwischen Land- und Süßwasser-Tardigraden scheint es nicht zu geben. Meeres-Tardigraden aber dürften wohl schwerlich je ihr salziges Element verlassen.

Den ersten Meeresbewohner aus dieser Gruppe fand 1849 BOULENGEY, ein Schüler DUJARDINS an der Wand eines Glasgefäßes mit Seewasser und erkannte ihn selbständig als Tardigraden. DUJARDIN beschrieb das merkwürdige Tier 1851 in den Annales des sc. nat. Zool. III sér. t. XV. unter dem Namen *Lydella* (Taf. III, Fig. 1). Seitdem ist dasselbe, wie es scheint, nie wieder beobachtet worden. Ich habe von zahlreichen Punkten der nordfranzösischen, belgischen und holländischen Küste die Mikrofauna untersucht, ohne jemals auf *Lydella* zu stoßen.

Von besonderem Interesse am Körperbau dieses winzigen, nur 100  $\mu$  langen Tieres, ist die Segmentierung des Leibes. Unter den Tardigraden ist bei vielen Arten der Gattung *Echiniscus* die Segmentierung des Rückenpanzers sehr scharf ausgebildet; bei *Lydella* fehlt aber ein solcher. Hier scheinen, nach DUJARDINS Darstellung, wirklich Leibessegmente vorzuliegen. Bei den äußerlich nicht segmentierten Tardigraden, wie *Makrobiotus*, *Milnesium* usw. kommt innerlich im Muskel- und Nervensystem nach Art der Arthropoden bzw. der Ringelwürmer eine Gliederung zum Ausdruck. Sehr merkwürdig sind die vier gegliederten Beinpaare der *Lydella*. Alle andern Bärtierchen haben ungegliederte Parapodien; nur *Halechiniscus* ähnelt in diesem Punkte der *Lydella*. Übrigens möchte ich vermuten, daß DUJARDINS Zeichnung betreffs der Angliederung des Beines an den Körper einiges an Genauigkeit zu wünschen läßt; es wäre doch zu merkwürdig, wenn bei ihr das gegliederte Bein auch gelenkig vom Körper abgesetzt sein sollte. Jedes Bein endet nur mit einer Krallen. Die Kopfcirren sind gegabelt; der hintere Ast ist ohrförmig. Zwei DUJARDINSche Abbildungen der *Lydella* zeigen auch die Mundcirren gegabelt; das kommt bei keinem andern Tardigraden vor. Ich bin

daher geneigt zu glauben, daß es sich hier um je zwei, zufällig durch den Druck des Deckglases einander an der Basis nahe gerückte Mundcirren handelt. Das letzte Leibessegment trägt Aftercirren, die auf verdickter Basis stehen, wie bei *Halechiniscus* und *Tetrakentron*. An zwei Figuren DUJARDINS lassen sich auch seitliche Rumpfcirren erkennen.

Die so exquisit langbeinige *Lydella* ist ein Analogon zu den langbeinigen, flügellosen, antarktischen Fliegen der Gattung *Anatalanta*. Beide Tierformen sind durch ihre langen Gliedmaßen befähigt, weite Flächen zu überklammern, die Fliegen zum Schutz gegen die Stürme der Antarktis, die *Lydella* gegen heftige Wasserbewegungen.

DUJARDIN beschreibt *Lydella* als ein Tierchen von so lebhaften Bewegungen, daß der Name Tardigrad auf dasselbe eigentlich nicht angewendet werden kann.

1865 fanden gleichzeitig GREEFF auf Helgoland und MAX SCHULTZE in Ostende einen zweiten Meeres-Tardigraden, den letzterer im Archiv für mikroskop. Anatomie Bd. I als *Echiniscus Sigismundi* (zu Ehren seines Vaters) beschrieb (Taf. III, Fig. 2). PLATE hat die Form zum Vertreter eines besonderen Genus *Echiniscoides* gemacht.

Das bis  $288\ \mu$  große Tier findet sich in der Algenvegetation an den Pfählen der Hafenbauten, in der heftigsten Brandung. Eine Segmentierung des Leibes ist nur leicht angedeutet. Die vier Parapodienpaare sind mit offenbar sehr leistungsfähigen Haftapparaten ausgerüstet; jedes Bein der Erwachsenen trägt nämlich 7—9 kräftige Krallen; an  $112\ \mu$  großen Larven beobachtete ich nur 4—6. Da alle Landtardigraden nur vier Krallen an jedem Bein haben, so erblickte MAX SCHULTZE in den 64—72 Krallen des *Echiniscoides* eine auffällige Anpassung dieses Tardigraden an die Brandung und hob dieses Vorkommen als einen der schlagendsten Beweise zugunsten darwinistischer Anschauung hervor. Die Mund- und Kopfcirren sind minimal, Rumpfcirren garnicht ausgebildet; die Aftercirren sind durch zwei Dorne vertreten. *Echiniscoides* klettert auch ganz munter in den Algen umher, wie SCHULTZE berichtet und wie ich ebenfalls beobachten konnte, ist aber vielleicht doch nicht so leichtbeweglich wie *Lydella* und entbehrt deshalb eine ausgiebigere Ausstattung mit Tastapparaten. *Lydella* und *Echiniscoides* sind mit Augen ausgerüstet.

*Echiniscoides* scheint ebenfalls über 40 Jahre nicht wieder gesehen worden zu sein; in der Litteratur wenigstens wird keine neue Beobachtung erwähnt. Ich fand das Tier 1907 an Algen von Helgoland wieder, beobachtete ein einziges Exemplar in Material von



Rovigno und zahlreiche Stücke in dem Algenbesatz der Pfähle vor den Steindämmen von Scheveningen. Zwischendurch hat SCHEPOTIEFF den *Echiniscoides* auch bei Bergen und bei Neapel und CARL CARLZON (Zool. Anzeiger 1909) im Gullmarsfjord, Bohuslän, angetroffen.

Den dritten Meeres-Tardigraden entdeckte 1892 Prof. CUÉNOT-Nancy als Parasit an den Mundtentakeln von *Synapta inhaerens* von der nordfranzösischen zoologischen Station Roscoff. Während er diesen Parasiten an Synapten von Arcachon nie fand, beobachtete er an den Stücken von Roscoff regelmäßig 1—3 Exemplare. Der Güte des Herrn Prof. DELAGE-Paris verdanke ich Untersuchungsmaterial von Roscoff, das sich auch mit zahlreichen *Tetrakentron synaptae* — so nannte CUÉNOT den Tardigraden — besetzt erwies (Taf. III, Fig. 3). Nach CUÉNOT finden sich die Parasiten auf keinem andern Körperteil der Synapten als nur auf den Mundtentakeln; löst man sie von denselben, so sollen sie gleich ihre Anheftungsstelle wieder zu erreichen streben.

Die bis  $180\ \mu$  großen Tierchen sind merkwürdig platt; ihre Parapodien sind in einer Ebene ausgestreckt. Die Krallen sind sehr minimal; das Tier haftet wahrscheinlich mehr mit seiner glatten Bauchseite als mit den Krallen an seiner Unterlage. Die Mundcirren sind durch drei kurze Zapfen angedeutet; seitliche Rumpfcirren fehlen; kleine Aftercirren sind vorhanden. Diese geringe Ausbildung der Sinnesapparate hängt sicherlich mit der parasitären Lebensweise zusammen. Segmentierung oder Panzerung fehlt.

CUÉNOT beschrieb das Tier in der Revue biologique du Nord de la France, Bd. V; leider übersah der Zoological Record die Arbeit und infolgedessen ist CUÉNOTS interessante Beobachtung wenig bekannt geworden.

Prof. KARL BRANDT war es nicht entgangen, daß auch in der Kieler Förde Tardigraden vorkommen; er ist aber einer eingehenderen Untersuchung derselben nicht näher getreten.

1904 übergab mir sein damaliger Schüler OBERG vier Exemplare, die er in einem Gefäß mit Seewasser im zoologischen Institut in Kiel gefunden hatte. Es waren Makrobioten, die ich anfangs für *Makrobiotus makronyx* hielt. Später erkannte ich, daß sie als besondere Art gelten müssen; ich beschrieb sie als *Makrobiotus stenostomus*.

Auch in Untersuchungsmaterial, welches mir mein Sohn 1907 aus dem Indreöpollen bei Bergen mitbrachte, fand ich in großer Zahl einen echten Makrobioten, der dem *M. stenostomus* nahe steht. Ich nannte ihn *M. Appellöfi*. Diese Art traf ich voriges Jahr auch recht



häufig in der Kieler Förde an. Auf die feineren Unterschiede dieser beiden marinen Makrobioten von den bekannten Land- und Süßwasserformen hier einzugehen, liegt keine Veranlassung vor.

Um der *Lydella* habhaft zu werden, hatte ich 1907 Prof. GUITEL in Rennes ersucht, mir die auf den Austernschalen von Cancale lebende Mikrofauna zugänglich zu machen. Zur selben Zeit nämlich, wo BOULENGEY die *Lydella* im DUJARDINSchen Institut in einem Seeaquarium fand, hatte DUJARDIN in der Mikrofauna der Austernschalen von Cancale den Nematoiden *Echinoderes* entdeckt, und daher hielt ich dieses Untersuchungsmaterial am geeignetsten für die Nachforschung nach der *Lydella*. Diese zu finden, ist mir nicht geglückt, dagegen entdeckte ich in dem betreffenden Material eine neue, nicht weniger merkwürdige und für die Erkenntnis der Tardigraden wichtige Form. Ich beschrieb dieselbe 1908 im Zool. Anzeiger als *Halechiniscus Guiteli* (Taf. III, Fig. 4). Später fand ich dieselbe auch in Material von Villefranche, welches ich der Güte des Herrn Dr. DAVIDOFF verdankte.

Das bis 200  $\mu$  große Tier ist zwar unsegmentiert wie ein *Makrobiotus*, *Milnesium* oder *Diphascion*, erinnert aber durch seine gedrungene Form und die stark entwickelten Cirren mehr an einen *Echiniscus*. Besonders mächtig entwickelt sind die Kopfcirren, die zweiästig sind. Ein dicker Basalteil trägt eine derbe Borste und einen zarthäutigen, bis 27  $\mu$  langen Sinneskolben, der bei den meisten beobachteten Stücken kürzer als die Borste ist, bei dem in der Taf. III, Fig. 4 dargestellten aber die Borste weit überragt. Wahrscheinlich ist dieses Exemplar ein Männchen. Derartige zweiästige Kopfcirren waren bisher von keinem Tardigraden bekannt; ihr Vorkommen ist, wie wir später sehen werden, für die Erkenntnis der systematischen Stellung der Bärtierchen von besonderem Interesse. Am Vorderrande des Kopfes ist jederseits ein Paar Mundcirren vorhanden wie bei *Echiniscus*, bei dem aber zwischen diesen fast in allen Fällen noch eine Sinnespapille steht. Von seitlichen Rumpfcirren ist ein Paar über dem dritten Beinpaar vorhanden. Deutlich sind die Aftercirren entwickelt und das vierte Beinpaar ist wie bei verschiedenen andern Tardigraden auch mit einer Cirre ausgestattet.

Das Merkwürdigste an dem *Halechiniscus* ist aber der Bau der Beine und Krallen. Das Parapodium besteht aus vier Abschnitten; die beiden dem Körper zunächst gelegenen Abschnitte scheinen weichhäutiger, die beiden Endabschnitte von etwas festerem Chitin zu sein; Abschnitt II kann in I, und III und IV können gemeinsam in diese teleskopartig eingeschoben werden.

Das vierte Glied trägt vier Gebilde, die ich in meiner ersten

Beschreibung provisorisch als »Zehen« bezeichnete. Sie bestehen aus einem stabförmigen, nach unten etwas durchgebogenen Basalteil, der vorn aufgetrieben ist und mit einer Kralle endet. In meiner Beschreibung dieses Organs, im Berichte der Senckenberg. Naturf. Ges. 1909, ist mir leider ein Beobachtungsfehler unterlaufen. Das Tier, welches mir bei der Betrachtung vorlag, befand sich in Rückenlage; irrtümlicherweise aber meinte ich, es liege auf dem Bauch und daher beschrieb ich die Kralle als rückenständig, während sie in Wirklichkeit nicht nur endständig, sondern, Taf. III, Fig. 5, halbwegs unterständig ist. Die Abbildung des Beines von *Halechiniscus* im Zoolog. Anzeiger 1908 und im Bericht der Senckenberg. Naturf. Gesellschaft 1909 ist infolgedessen in diesem Punkte unrichtig. Es erübrigt aber nur, die Konturen der Basalglieder über die Krallen fortzuführen, so ist alles in Ordnung. Bei so hyalinen Objekten ist, wie gewiß mancher aus Erfahrung weiß, ein derartiges Versehen leicht möglich.

Die Deutung dieser Gebilde lieferte mir erst die Fußbildung eines andern neuen marinen Tardigraden, den ich vorigen Sommer, gelegentlich einer Exkursion des Kieler zoologischen Institutes, auf Stoller Grund in der Kieler Bucht sammelte. Aus 20 m Tiefe wurden mittels der Dredge mit *Fucus vesiculosus* und *serratus* bewachsene Steine emporgeholt. Diesen Tang ließ ich einige Zeit in 5% iger Formollösung stehen, siebte vom Bodensatz die größeren Epizoen usw. ab und ließ die feinen Sedimente sich aus der Formollösung absetzen. In diesen fand ich nun, außer *Makrobiotus stenostomus*, in nur 3 Exemplaren einen sehr merkwürdigen, etwa 300  $\mu$  langen Tardigraden, der gleich durch seine Fußbildung auffiel. Er trägt an jedem Parapodium 5—6(!) Endapparate, die mich auf den ersten Blick zunächst durch ihre Form an die Gestalt der Früchte etwa von *Capsella bursa pastoris* erinnerten. Nach diesen schaufelförmigen Organen habe ich das Tier *Batillipes*, den Schaufelfuß, benannt (Taf. III, Fig. 5).

Die fünf bis sechs Schaufeln sind von ungleicher Länge: eine, ganz kurzgestielte Schaufel scheint nicht bei allen Exemplaren aufzutreten, drei sind kürzer, zwei länger gestielt; jede besteht aus einem stabförmigen, nach unten durchgebogenen Basalteil, vorn mit einer Verdickung; auf dieser steht die Schaufelfläche, in deren Mittelrippe wir die *Halechiniscus*-Kralle wiedererkennen. Durch seitliche, plattenförmige Erweiterung ist sie höchstwahrscheinlich zu einem Haftapparate geworden. Ebenso auffällig wie die Gestalt ist die Zahl dieser Organe: fünf bis sechs. Bei der Mehrzahl der Tardigraden sind die Krallen in der Vierzahl vorhanden, oft paarweis verwachsen. Von der Vierzahl weicht *Lydella* ab, mit nur einer



Kralle an jedem Beine und die erwachsenen *Echiniscoides* mit 7 bis 9 Krallen; die Larven derselben haben 4—6; von einer großen Zahl von *Echiniscus*-Arten sowie von *Halechiniscus* kennen wir die zweikralligen Larven. Das sind Befunde, die nicht zum Arthropodentypus passen und beim Anblick der Büschel von fünf bis sechs ungleich großen Schaufeln an jedem Bein des *Batillipes* wird wohl niemand mehr den früher gültigen Satz: »die Tardigraden haben echte Arthropodenklauen« unterschreiben.

*Batillipes* zeigt keine Spur von äußerer Gliederung. Von den meistens glatten Makrobioten unterscheidet ihn eine feine Körnelung der Cuticula, wie wir sie bei manchen *Echiniscus*-Arten antreffen. Diesen ähnelt er auch durch die starke Ausbildung der Mundcirren. Besonders hervorzuheben aber sind wieder die zweiästigen Kopfcirren, ein Seitenstück zu denen des *Halechiniscus*. Die Sinneskolben der Kopfcirren sind stark entwickelt; diese Organe sprechen bei beiden Tieren für relativ große Beweglichkeit. Seitliche Rumpfcirren fehlen; die Aftercirren sind durch kräftige Dorne vertreten. Auch das vierte Beinpaar trägt eine kräftige Cirre.

*Batillipes* scheint ein ziemlich seltenes Tier zu sein; in dem von mir gesammelten Material von Anfang August v. J. fand ich 3 Exemplare. Prof. APSTEIN hatte die Güte, auf seiner Terminfahrt mit dem »Poseidon«, Ende November, nochmals auf derselben Stelle bei Stoller Grund zu dredgen. Innerhalb 3 Wochen Suchens fand ich in diesem neuen Material aber nur noch 2 Exemplare und in gleichartigem APSTEINSchen Material von der Oderbank, von Langeland und aus dem kleinen Belt nicht ein einziges Stück, während ich allenthalben den *Makrobiotus stenostomus* antraf.

Die letztgenannten beiden neuen, marinen Tardigraden *Halechiniscus* und *Batillipes* geben uns, nach meiner Meinung, einen sicheren Hinweis, wo wir die Tardigraden im zoologischen System unterzubringen haben.

Daß die Bärtierchen, nur weil sie ein ähnlich gebautes Nervensystem wie die Arthropoden und vier Paar Beine wie die Spinnen haben — die aber absolut keine Spinnenbeine sind — solange zu den Arachniden gestellt werden konnten, ist merkwürdig genug. Allein die Bildung ihres Nahrungsaufnahmeapparates, der durchaus nicht in den Arthropodentypus paßt, hätte jedem ihre Angliederung an die Arthropoden widerraten sollen.

Welche Tiere zweifellos die nächsten Verwandten der Tardigraden sind, darauf wird man am unmittelbarsten gestoßen, wenn man sich lange mit Sammeln von mariner Mikrofauna beschäftigt. Wie oft habe ich junge Anneliden für Tardigraden gehalten! Bei meiner



Beschäftigung mit den Land-Tardigraden ist mir die Ähnlichkeit in der äußeren Erscheinung dieser beiden Gruppen nie so aufgefallen. Wer auf dieselbe aber einmal aufmerksam geworden ist und sich dann noch etwa EHLERS' Abbildung von der jungen *Nereis* Taf. XXI, Fig. 1, DUJARDINS Figuren von *Lydella* (besonders Fig. 9 und 10) und meine Darstellung des *Batillipes* ansieht, dem wird die Verwandtschaft dieser Tiere einleuchten.

Schon DOYÈRE und DUJARDIN haben versucht, die Tardigraden zu den Würmern, insbesondere zu den Rotiferen in Beziehung zu bringen. Schade, daß sie *Halechiniscus* und *Batillipes* nicht gekannt haben; die Beine derselben, die ebenso teleskopartig einstülubar sind wie der Hinterleib vieler Rotiferen, hätten gewiß viel Interesse für sie gehabt.

Für die Verwandtschaft mit den Vermes ist aber dann besonders 1877 VON GRAFF in seiner Arbeit: »Über das Genus *Myxostomum*« eingetreten. Er schlug vor, die Tardigraden mit den Linguatuliden und den Myxostomiden zu der Gruppe der Stelechopoden oder Stummelfüßler zu vereinigen und dieselben zwischen Vermes und Arthropoden zu stellen. HÄCKEL bezeichnete in seiner systematischen Phylogenie, Bd. II, § 343, 347, die Stelechopoden geradezu als Gruppe der Anneliden. Nichtsdestoweniger finden wir sie in den Lehrbüchern immer noch bei den Arachniden.

Die Auffindung der Gattungen *Halechiniscus* und *Batillipes* dürfte jeden Zweifel an der Anneliden-Natur der Tardigraden beseitigen. Die Fußbildung dieser marinen Formen gibt einen unverkennbaren Fingerzeig auf die Ahnen der Bärtierchen; die Krallen des *Halechiniscus* und *Batillipes* sind das Bindeglied, durch welches die Übereinstimmung im Bau der Anneliden-Borsten und der Tardigraden-Krallen klar ans Licht gebracht wird.

Die Anneliden-Borste ist, wie wir an den Textfiguren 1—3 sehen, aus zwei Abschnitten zusammengesetzt: aus einem proximalen, stabförmigen, mehr oder weniger nach unten durchgebogenen Abschnitt, der vorn meistens etwas angeschwollen und öfters mit einem obern und einem untern Dorn versehen ist. Auf diesem Vorderende steht ein sensen- (*Eulalia* Fig. 1) bzw. messerförmiger (*Syllis* Fig. 2), distaler Abschnitt. Diesem entspricht die Schaufel des *Batillipes* (Fig. 4). Bei *Halechiniscus* (Fig. 5) ist die Kralle endständig, bzw. findet ihre Basis an der Oberseite noch ein Widerlager gegen das verdickte Vorderende des Stammteils, so daß man sie als halbwegs unterständig bezeichnen könnte. Man kann, wenn man die *Nereis*-Krallen zum Vergleich heranzieht, annehmen, daß dieses Widerlager aus dem obern Dorn hervorgeht, während der untere obliteriert.

Von dem Standpunkt der Auffassung der Tardigradenkralle als einer modifizierten Annelidenborste, was bereits 1904 von C. BÖRNER im Zool. Anz. mit aller Entschiedenheit ausgesprochen ist, wird uns auch der Bau der Krallen der Landtardigraden erklärlich.

Die älteren Autoren haben bei ihren Untersuchungen wohl meistens zu geringe Vergrößerungen angewendet. Bei genauerer Betrachtung

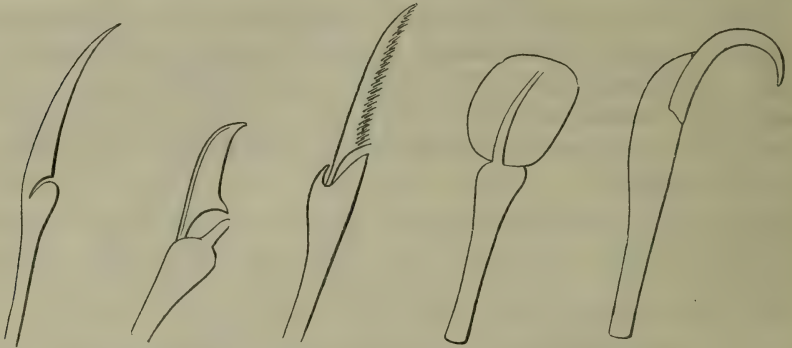


Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

erkennen wir nämlich, daß die Krallen vieler Makrobioten und *Diphascon*-Arten (Fig. 6—8) eine oft nur schwer erkennbare, oft aber auch sehr kräftige, rückenständige Borste haben (Fig. 6, 7, 8). JAMES MURRAY hat die meisten derartigen Abbildungen in seinen Arbeiten niedergelegt. Diese sonderbare Bildung wird uns sofort verständlich, wenn wir den Vergleich der Tardigraden-Kralle mit der Anneliden-Borste ziehen. Daß der proximale Abschnitt derselben Neigung



Fig. 6.



Fig. 7.

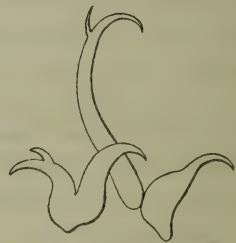


Fig. 8.

zum Auswachsen in eine Spitze hat, zeigen viele Anneliden besonders deutlich, z. B. *Syllis* (EHLERS, Taf. X, Fig. 4). Dieser proximale Abschnitt ist es nun offenbar, der bei *Makrobiotus* und *Diphascon* (Fig. 6, 5) zur Kralle geworden ist, während der distale Abschnitt, der bei *Ha-lechiniscus* und *Batillipes* die Kralle liefert, in diesen Fällen eine

rückenständige Borste abgibt, die sich aber durch ihre Insertion nicht als echte Borste kundgibt, wie sie OCKLER im Archiv für Naturg. 1890 in seltenen Fällen bei Borsten beschreibt; dieselbe dürfte durch Verwachsung des distalen mit dem proximalen Abschnitt entstanden sein. Bei Arthropoden-Krallen finden wir derartige dorsale Gebilde auf den Krallen nicht; aber der *Pentastomum*-Haken (Fig. 9) ist ähnlich gestaltet wie die *Makrobiotus*-Kralle. Diese Tatsache stützt die von VON GRAFF befürwortete Zusammengehörigkeit der Linguatuliden und Tardigraden.

Bei einigen Makrobioten ist diese rückständige Borste in zwei nebeneinanderstehende geteilt. Bei vielen fällt dieselbe ganz weg; bei allen Makrobioten, bei denen die Krallen paarweis verwachsen sind (Fig. 6, 7, 8), ist, in allen bekannten Fällen, die kleinere Kralle borstenlos.

Ohne rückenständige Borsten sind auch die ganz einfachen Krallen von *Echiniscoides* (Fig. 10) und *Echiniscus* (Fig. 11).



Fig. 9.



Fig. 10.



Fig. 11.

Am Grunde der Innenseite von *Echiniscus*-Krallen (Fig. 11) treten oft bald nach oben, bald nach unten gerichtete Dorne auf. Der Umstand, daß diese auch in der Zwei- und Dreizahl hintereinander auftreten, läßt erkennen, daß dies sekundäre Bildungen sind.

Auch ein genauerer Vergleich der oft so auffälligen Cirren von *Echiniscus* usw. mit denen der Anneliden läßt deren nahe Verwandtschaft erkennen.

Man kann bei Tardigraden und Anneliden Mund-, Kopf- und Rumpfcirren unterscheiden, von denen die des letzten Leibessegments oder -abschnitts oft als Aftercirren besonders hervortreten.

Die Ausbildung und Zahl der Mundcirren ist mannigfaltig. Oft sind sie zu dreien vorhanden: bei jungen Anneliden (Bericht der Senckenbg. Nat. Ges. 1909, Taf. II, Fig. 7, Taf. I, Fig. 5) und bei *Tetrakentron*; oft sind sie paarweise rechts und links bei den Tardigraden angeordnet.



Bei *Echiniscus* tritt zwischen diesen meistens noch eine Sinnespapille auf. *Milnesium* hat sechs kurze Mundcirren, *Makrobiotus* und *Diphascon* haben gar keine. Diese beiden Genera, die meistens Landbewohner sind, möchte ich daher für die von der Urform am meisten abweichenden Tardigraden halten.

Bisher kannten wir am Kopfe von *Echiniscus*, *Lydella*, *Echiniscoides*, *Tetrakentron* nur eine Kopfborste mit danebenstehender Sinnespapille. Bei *Halechiniscus* und *Batillipes* haben wir jetzt zweiästige Kopfcirren kennen gelernt. Das war ein wichtiger Fund für die Begründung der Zusammengehörigkeit der Tardigraden mit den Anneliden, die oft zweiästige Kopfcirren besitzen. Daß die Kopfborste bei *Echiniscus cornutus* blattförmig ist, wie die Rumpfcirren des Anneliden *Cirrobranchus* (EHLERS, Taf. XVII, Fig. 25), soll nicht unerwähnt bleiben. Keinem bekannten *Echiniscus* fehlt die Kopfcirre.

Über den Parapodien vieler Anneliden steht je eine seitliche Rumpfcirre. Ähnlich ist es bei vielen *Echiniscus*-Arten. Die Ausbildung dieser Rumpfcirren ist sehr verschieden; bald sind es nur ganz kurze Zapfen (*Ech. conifer*), bald lange Fäden (*Ech. testudo*, *Blumi*), bald steife Dorne (*Ech. islandicus*, *spiniger*); hier und da fehlen sie. Rumpfcirren haben außer *Echiniscus* noch *Lydella* und *Halechiniscus*, dagegen fehlen sie *Makrobiotus*, *Diphascon*, *Milnesium*, *Batillipes* und *Tetrakentron*. Die Aftercirren, die bei vielen Anneliden, besonders in der Jugend, sehr auffallen, finden sich auch bei Tardigraden wieder: borstenförmig bei *Lydella*, *Halechiniscus*, *Tetrakentron* und *Echiniscus*, als Dorne bei *Batillipes*, *Echiniscoides* und manchen *Echiniscus*-Arten. Bei *Makrobiotus*, *Diphascon* und *Milnesium* fehlen sie. Auch in dieser Beziehung erweisen sich diese landbewohnenden Genera als die phylogenetisch jüngsten.

Die Tardigraden gehören sicherlich mit zu den abenteuerlichsten Gestalten des Tierreichs. Das Verständnis ihres Körperbaues wird uns näher gerückt, wenn wir sie als Abkömmlinge der Anneliden betrachten. Dieser Auffassung gibt das Bekanntwerden der marinen Genera *Halechiniscus* und *Batillipes*, sowie der Vergleich der Anneliden-Borste mit der Tardigraden-Kralle und der Vergleich zwischen dem Bau der Cirren dieser beiden Gruppen eine wesentliche Stütze.

#### Diskussion.

Herr KORSCHOLT (Marburg) betont die in Hinsicht der Morphologie, Systematik und geographischen Verbreitung der Tardigraden sehr wichtigen Ergebnisse des Herrn Vortragenden und möchte nur kurz auf die von ihm vorgebrachten phylogenetischen Erörterungen

eingehen. Die Zugehörigkeit der Tardigraden zu den Arthropoden und ihre Angliederung an die Arachnoiden wird vor allen Dingen mit durch die morphologischen Verhältnisse der Extremitäten und deren Bewaffnung mit Krallen begründet. Wenn nun diese Krallen sich sozusagen in ein Büschel von Borsten auflösen, wie der Herr Vortragende gezeigt hat, so muß man ihm allerdings völlig recht geben, daß die vermutliche »Extremität« mehr als ein Anneliden-Parapodium erscheint, und eines der Hauptmomente für die Arthropoden-Verwandtschaft hinfällig wird. Für eine endgiltige Regelung der Stellung der Tardigraden wird aber immerhin die Kenntnis der Entwicklungsgeschichte nötig sein, die uns bisher noch fehlt, wenigstens insoweit, als sie für die Beurteilung der systematischen Stellung der Gruppe in Frage kommt.

Herr RICHTERS erklärt sich mit diesen Ausführungen einverstanden.

---

## Zweite Sitzung.

Dienstag, Nachm. 3—5 $\frac{1}{2}$  Uhr.

Die Herren Prof. A. LANG und F. RICHTERS geben zunächst Demonstrationen zu ihren am Vormittag gehaltenen Vorträgen.

Herr W. ALT hält seine Demonstrationen über die Stigmen und ihren Verschußapparat bei *Dytiscus marginalis*.

*Dytiscus marginalis* L. besitzt zehn Stigmenpaare. Acht Paare liegen am Abdomen verteilt und zwar je ein Paar in jedem Segment. Das erste abdominale Stigma liegt hart an der Grenze von Metathorax und Abdomen, und ist nur schwer von der hinteren Leiste des Metathorax (Tritophragma) zu trennen. Die folgenden fünf Abdominalstigmen liegen alle in der Mitte der häutigen Gelenkfalte, die Rücken- und Bauchschild verbindet. Die beiden letzten Stigmen des Abdomens, die durch ihre bedeutende Größe (bis etwa 2 mm Länge) auffallen, rücken wiederum, wie das erste abdominale Stigma, näher an die Grenze des vorhergehenden Segmentes und erscheinen infolge des allmählichen Schwindens der häutigen Gelenkfalte in einer stärker chitinisierten Umgebung gelegen. Namentlich gilt dies von dem letzten Stigmenpaar des Abdomens.

Die beiden thorakalen Stigmenpaare nehmen eine intersegmentale Lage ein. Und zwar liegt das erste Paar in der Verbindungshaut von Pro- und Mesothorax. Wie zwei kleine Schornsteine seitlich aus ihr hervorragend, sind sie in eine Grube der vorderen Meso-

thorakalleiste eingepaßt, und ihre nach oben gerichtete Öffnung wird noch von dem vordern Rande der Elytren überdeckt.

Das zweite Paar der thorakalen Stigmen liegt auch wiederum seitlich in der Verbindungshaut von Meso- und Metathorax; die Lage gerade dieser Stigmen ist eine sehr versteckte, da sie beiderseits von den Elytren und den Epimeren des Mesothorax vollkommen verdeckt werden.

Über die Zugehörigkeit dieser beiden letzterwähnten Stigmenpaare zu den Abschnitten des Thorax, sowie über die zweifelhaft erscheinende Lage des ersten Abdominalstigmas, können wohl nur entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen endgiltige Klarheit bringen. Die Frage der Zugehörigkeit nach anatomischen Befunden (Tracheenversorgung) zu diskutieren, behalte ich mir für später vor.

Hinsichtlich des Baues und des Verschlußmechanismus unterscheide ich — im Gegensatz zu KRANCHER — drei Typen: 1) abdominale, 2) 1. thorakale und 3) 2. thorakale Stigmen. Alle drei Typen sind grundverschieden. Namentlich fällt das 2. thorakale Stigma ganz aus der Reihe heraus und erinnert in seinem Habitus an solche, wie sie von *Musca domestica* beschrieben werden (KRANCHER<sup>1</sup>). Es zeigt weder ein deutlich entwickeltes Peritrem, noch die charakteristischen Haarbildungen, die sich bei den Stigmen des 1. und 2. Typus finden. Vereinzelt kommen rudimentäre Haare vor, doch scheint dies, soviel ich sehe, keineswegs Regel zu sein. Auch der Verschlußmechanismus des 2. thorakalen Stigmas zeigt analoge Verhältnisse zu den bei den Thorakalstigmen von *Musca* beschriebenen; es ist hier von einem Lippenverschluß zu sprechen, während ich den der beiden andern Typen als Quetschverschluß ansprechen möchte. Beide thorakale Stigmenpaare weisen typische Sinneskegel auf; welcher Funktion sie dienen, kann hier nicht meine Aufgabe sein zu diskutieren.

Der Raum erlaubt es nicht, näher auf die interessanten und hoch komplizierten Verhältnisse einzugehen; auch ist eine klare Darstellung nur an der Hand von erläuternden Figuren möglich. Ich muß nochmals auf meine spätere Arbeit hinweisen, in der ich auch die Literatur eingehend berücksichtigen werde.

Bei der Demonstration kamen zur Aufstellung:

1. Situspräparate von den abdominalen und thorakalen Stigmen.
2. Der Verschlußapparat des abdominalen Typus (Totalpräparat, Quer- und Längsschnitte).

<sup>1</sup> KRANCHER, Der Bau der Stigmen bei den Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXXV. Bd. 1881. Auch Kr. unterscheidet bei den Stigmen des *Dytiscus* drei Typen, über deren Berechtigung ich mich in der ausführlichen Arbeit näher zu äußern gedenke.



3. Der Verschlußapparat des 1. thorakalen Stigmas (Totalpräparate und Schnittbilder).
4. Der Verschlußapparat des 2. thorakalen Stigmas (Totalpräparate).
5. Sinnesorgane der thorakalen Stigmen.

---

Vortrag des Herrn Dr. MERTON (Frankfurt):

**Eine zoologische Forschungsreise nach den Aroe- und Keyinseln.**

Nicht eingegangen.

---

Vortrag des Herrn HEYMONS (Berlin):

**Eine Plazenta bei einem Insekt (*Hemimerus*).**

(Mit 3 Figuren).

Durch die freundlichen Bemühungen des bisherigen Leiters der Biologischen Station in Amani in Deutsch-Ost-Afrika, des Herrn Professor Dr. VOSSELER, bin ich in den Besitz einiger konservierter Exemplare und auch einiger lebender Individuen von *Hemimerus talpoides* Walk. gelangt, jenes eigenartigen orthopterenähnlichen Insekts, das im Haarpelz der im äquatorialen Afrika verbreiteten Hamster- ratte *Cricetomys* lebt. Während die äußere Morphologie von *Hemimerus* schon vielfach Gegenstand von Untersuchungen gewesen ist, die freilich keineswegs zu übereinstimmenden Ergebnissen geführt haben, so blieben bis jetzt der innere Bau und die Entwicklung dieses Tieres noch völlig unbekannt. Nur so viel wurde seiner Zeit durch den dänischen Forscher HANSEN<sup>1</sup> ermittelt dem die gründlichsten und eingehendsten Beobachtungen an *Hemimerus* zu verdanken sind, daß *Hemimerus* lebende Junge zur Welt bringt. Als HANSEN nämlich einen ausgewachsenen weiblichen *Hemimerus* mit Kalilauge mazerierte, fand er in dem Skelet des Muttertiers die Chitinhaut eines bereits vollständig entwickelten jungen *Hemimerus* vor. Die vivipare Vermehrungsweise des in Rede stehenden Insekts war hiermit durch HANSEN erwiesen, und ferner hat letzterer bereits die Vermutung ausgesprochen, daß bei *Hemimerus* zwischen Fötus und Muttertier eine innige Verbindung existieren möge, weil am Vorderende des ersteren noch ein rätselhafter Anhang sichtbar war.

Ich gebe hier eine Übersicht über meine Befunde, die zeigen wird, daß tatsächlich die Entwicklung der *Hemimerusembryonen* im Körper des Muttertiers eine sehr eigenartige ist und jedenfalls wesentlich abweicht von den Entwicklungsvorgängen, wie sie bei andern viviparen Insekten bisher bekannt geworden sind. Die Ernährung des

---

<sup>1</sup> HANSEN, H. J., On the Structure and Habits of *Hemimerus talpoides* Walk. Entom. Tidsskr. Årg. 15. 1834.

*Hemimerusembryos* im Mutterkörper geschieht mit Hilfe besonderer Einrichtungen, die als Plazentarorgane bezeichnet werden dürfen, da sie wenigstens bis zu einem gewissen Grade den Plazentabildungen der Säugetiere als analog gelten können. Ich muß es mir leider versagen, in diesem kurzen Bericht eine eingehende Darlegung aller meiner Beobachtungen zu geben, weil dies allzuweit führen würde. Nur einige der wichtigsten Punkte können hier hervorgehoben werden, während eine ausführliche Arbeit, bei der auch die innere Organisation von *Hemimerus* Berücksichtigung finden, und bei der gleichzeitig nähere Mitteilungen über die von mir beobachteten biologischen Eigentümlichkeiten dieses Tieres gemacht werden sollen, an einem andern Orte demnächst veröffentlicht werden wird.

Es hat sich herausgestellt, daß der Schauplatz derjenigen Entwicklungsvorgänge, die beim *Hemimerus* zur Viviparität führen, das Ovarium des Muttertiers ist. Dieses Organ weist in seiner Bauart eine sehr weitgehende Übereinstimmung mit der weiblichen Geschlechtsdrüse der Forfikuliden auf, und es mag bei dieser Gelegenheit bemerkt werden, daß meine Untersuchungen mich überhaupt zu einer Bestätigung der zuerst von HANSEN vertretenen, aber bis in die neueste Zeit hinein wiederholt angezweifelten Ansicht geführt haben, daß *Hemimerus* in den Verwandtschaftskreis der Forfikuliden hinein gehört. *Hemimerus* ist somit als eine Dermaptere anzusehen, die sich an eine ektoparasitäre oder richtiger ausgedrückt an eine dermophile Lebensweise angepaßt hat.

Sowohl bei *Hemimerus* als auch bei *Forficula* ist das Ovarium ein langgestrecktes paariges Organ, dessen einzelne Eiröhren oder Ovariolen in streng uniserialer Anordnung in den langgestreckten, ventral verlaufenden Ausführungsgang einmünden. Untersucht man den fertigen Eifollikel einer Eiröhre, welcher immer den untersten, dem Ausführungsgang nächstgelegenen Abschnitt einer Ovariole bildet, so kann man bei den beiden genannten Insektenarten in übereinstimmender Weise drei verschiedene Kategorien von Zellen unterscheiden. Zunächst eine Nährzelle, die Trophocyte, deren riesenmäßig vergrößerter und verzweigter Kern ein sehr eigenartiges Aussehen darbietet, ferner die Eizelle selbst und endlich eine peripher gelegene, die Eizelle zum Schluß vollständig einhüllende Schicht von Zellen, die Follikelepithelzellen.

Die Trophocyte hat bei *Hemimerus* die gleiche Funktion wie bei *Forficula*. Ihre Aufgabe besteht darin, die heranreifende Eizelle mit Nährmaterial, und zwar wahrscheinlich besonders mit Fettsubstanzen zu versorgen. Ist dies geschehen, so atrophiert die Trophocyte, deren Reste als Corpus luteum, bis zur Geburt des jungen *Hemimerus* im mütter-



lichen Follikel sichtbar bleiben. An der Eizelle von *Hemimerus* fällt das vollkommene Fehlen des Nahrungsdotters auf, der dagegen bei *Forficula* wie bei fast allen übrigen Insekten in großen Mengen im Eiplasma eingelagert ist. Die Eizelle von *Hemimerus* bleibt wegen des Nichtvorhandenseins von Dotter auch im ausgereiften Zustande verhältnismäßig klein, in ihrem lockeren Plasmagerüst sind nur Fettkugeln aufgespeichert. Endlich fehlt der Eizelle von *Hemimerus* eine Eischale, wie sie an der Oberfläche anderer Insekteneier ebenfalls fast ausnahmslos vorhanden ist.

Das Follikelepithel setzt sich bei *Hemimerus* aus hohen palisadenförmigen Zellen zusammen, aus denen durch weitere Vermeh-

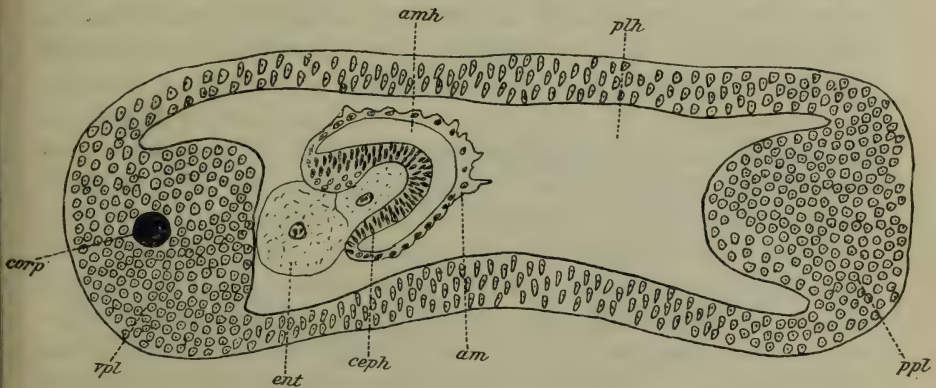


Fig. 1. Schnitt durch einen Plazentarfollikel von *Hemimerus talpoides* mit junger Embryonalanlage. *am*, Amnion; *amh*, Amnionhöhle; *ceph*, Vorderende der Embryonalanlage; *corp*, Corpus luteum; *ent*, Entodermzellen; *plh*, Plazentarhöhle, *ppl*, hintere Plazentamasse; *vpl*, vordere Plazentamasse.

rung ein eigenartiges Organ, die Follikularplazenta hervorgeht. Letztere umschließt in Form eines Mantels die zentral gelegene reife Eizelle, und ihre Aufgabe besteht darin, die Ernährung des aus dem Ei entstehenden Embryos zu vermitteln. Beim Beginn der embryonalen Entwicklungsprozesse bildet die Follikularplazenta noch zwei selbständige umfangreiche nach dem Zentrum des Follikels vordringende zapfenförmige Wucherungen, die ich als vordere und hintere Plazentarmasse bezeichne.

Der aus der sich furchenden Eizelle hervorgehende Embryo (Fig. 1) ist bei *Hemimerus* hakenförmig gekrümmt und läßt anfänglich außer einer kleinen Gruppe von Genitalzellen zwei differente somatische Zellenlagen erkennen: 1. eine Ektodermsschicht, die in die einfache Embryonalhülle, das Amnion, übergeht, 2. einige große Entoderm-



zellen (primäre Entodermzellen) mit auffallendem großem Kern, deren Plasma noch Fettkugeln einschließt und überhaupt die Plasmastruktur der reifen Eizelle noch deutlich beibehalten hat. Die Entodermzellen von *Hemimerus* sind den entodermalen Vitellophagen oder Dotterzellen von *Forficula* und andern Insekten gleichwertig. Während diese aber Dottermaterial enthalten, das zur Ernährung des Embryos ausreichend ist, so fehlt dieses Reservematerial den Entodermzellen von *Hemimerus* gänzlich, so daß hier die Ernährung auf eine andre Weise bewerkstelligt werden muß. Das notwendige Nährmaterial wird in diesem Falle geliefert von den mütterlichen Plazentarzellen, von denen einzelne degenerieren und auf histolytischem Wege zerfallen. Die Zerfallprodukte des mütterlichen Plazentargewebes gelangen in einen mit Flüssigkeit gefüllten, anfänglich ziemlich weiten Hohlraum hinein, die Plazentarhöhle, die sich zwischen der Plazenta und dem zentral gelegenen Embryo mit seiner Amnionhaut befindet. Das Aufsaugen der Nährstoffe wird durch die Amnionzellen (Fig. 1 *am*) bewirkt, die pseudopodienartige Fortsätze in die Plazentarhöhle und zum Teil direkt an die Wand der Plazenta entsenden, und in deren Plasma Fetttropfen und andre Einschlüsse sichtbar werden.

Es kann somit keinem Zweifel unterliegen, daß das Amnion bei *Hemimerus* die Bedeutung eines resorbierenden Ernährungsorgans besitzt. Es hat mithin eine ganz ähnliche Bedeutung wie bei gewissen Embryonen parasitischer Hymenopteren, die sich in der Leibeshöhlenflüssigkeit ihres Wirtes entwickeln, und welche die Nährstoffe gleichfalls vermittelt des Amnions aus dem umgebenden Medium aufnehmen. Wie bei diesen Hymenopteren kann also das Amnion von *Hemimerus* als Trophamnion bezeichnet werden. Hierbei will ich aber gern die Möglichkeit zugeben, daß anfänglich auch die Entodermzellen sich an der Resorption von Nährsubstanzen, die von dem Zerfall des mütterlichen Plazentargewebes herrühren, beteiligen mögen.

In dem Entwicklungsstadium, das sich in der beigelegten Figur 2 dargestellt findet, kann indessen die Resorption direkt nur noch von den Amnionzellen und ihren Abkömmlingen besorgt werden, denn es zeigt sich, daß bei dem weiteren Wachstum des inzwischen zu einem gekrümmten Bande gewordenen Embryos auch das Amnion sich sehr stark vergrößert hat. Es umhüllt jetzt allseitig den Embryo, so daß die Entodermzellen nirgends mehr mit dem mütterlichen Plazentargewebe in Berührung stehen. Ferner hat das ursprünglich einschichtige Amnion durch Wucherung und Abspaltung von Zellen an seiner der Plazentarhöhle zugewendeten Außenseite eine zweite Zellenlage (Serosa) gebildet. Stellenweis ist das Amnion durch diese

Wucherungsprozesse auch mehrschichtig geworden, und es ist auf diesem Wege aus dem Amnion ein besonderes embryonales, aus locker zusammengefügtten Zellen bestehendes Gewebe entstanden, das den Namen Fötalplazenta führen mag. Diese letztere umschließt wie das ursprüngliche Amnion in Form eines Sacks allseitig den Embryonalkörper und legt sich dicht an die mütterliche Plazenta an, so daß die oben erwähnte Plazentarhöhle verschwindet.

Die histolytischen Zerfallerscheinungen in der mütterlichen Plazenta nehmen fortan einen rapiden Verlauf, und es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die durch Zellauflösungen frei werdenden Nährstoffe von der Fötalplazenta aufgesogen und aufgenommen werden. Selbstverständlich wird hierbei die mütterliche Plazenta immer unansehnlicher. Vor allem schwindet die hintere Plazentarmasse, dann wird die periphere mantelförmige Schicht von Plazentarzellen

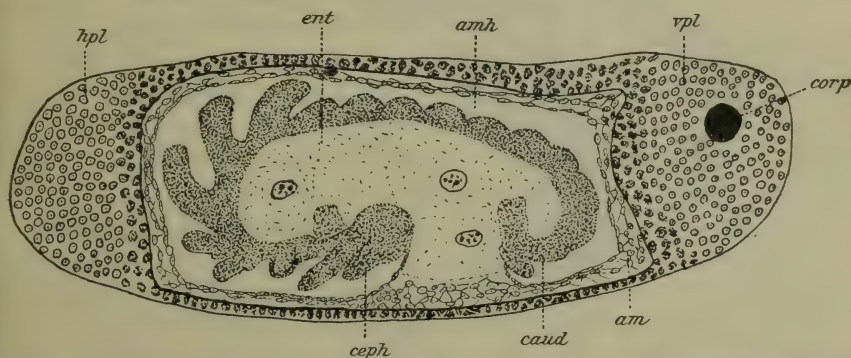


Fig. 2. Schnitt durch einen älteren Plazentarfollikel von *Hemimerus*. Buchstabenerklärung wie bei Fig. 1.

erheblich dünner, was zum Teil auch auf Rechnung des Größenwachstums des Embryos und Dehnung des gesamten Follikels zu setzen ist, und endlich wird auch die vordere Plazentarmasse durch Resorption nach und nach aufgebraucht.

Wenn bei *Hemimerus* der Prozeß der Blastokinese (Umrollung) sich abspielt, bei dem wie bei andern Insekten der Embryonalkörper sich umdreht und in seine definitive Lage gelangt, während die bisher getrennten Rückenränder miteinander verwachsen, so hat die Fötalplazenta (Fig. 3 *föt*) den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht. Sie wird bei der erwähnten Umdrehung des Embryos im Follikel nicht etwa zerstört, sondern bleibt erhalten und bildet besonders am Kopfende ein voluminöses Organ, das dort in innigem Zusammenhange mit den noch erhalten gebliebenen Bestandteilen der vordern Plazentarmasse sich befindet.



Bei dem Umrollungsprozeß kommt es auch zur Entwicklung eines neuen embryonalen Organs, das Ernährungszwecken dient. Am Hinterkopf des Embryos entsteht nämlich ein sackartiges Divertikel (Fig. 3 *Vc*), das als eine Ausstülpung des Blutgefäßsystems anzusehen ist und in Gestalt einer Blase in die Fötalplazenta hineinragt. Während von diesem Zeitpunkt an der Körper des jungen *Hemimerus* sich allmählich mit einer immer dicker und dicker werdenden äußeren Chitinlage bedeckt, vermittelt die geschilderte sackartige *Vesicula cephalica* die Aufnahme von Nährstoffen. Die Kopfblase ist ein sehr dünnwandiges Organ, in dessen Inneres die zerfallenden Reste der mütterlichen Plazenta durch Diffusion gelangen, um alsbald dem fö-

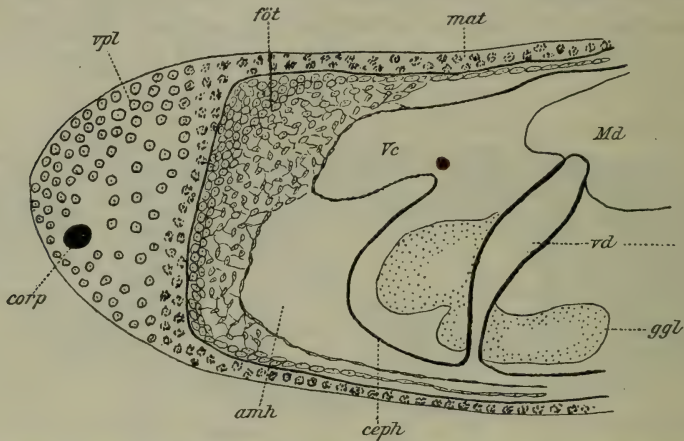


Fig. 3. Schnitt durch das Vorderende eines Plazentarfollikels von *Hemimerus* mit weit entwickeltem Embryo. *amh*, Amnionhöhle; *ceph*, Kopfende des Embryos; *corp*, Corpus luteum; *föt*, fötale Plazenta; *ggl*, Ganglion suboesophageale; *mat*, mütterliches Plazentagewebe; *Md*, Mitteldarm; *Vc*, Vesicula cephalica; *vd*, Vorderdarm; *rpl*, vordere Plazentamasse.

talen Blutkreislauf zugeführt zu werden. In dieser Weise werden aber nicht nur die Bestandteile der mütterlichen Plazenta, sondern auch die Zellenmassen der Fötalplazenta dem Embryonalkörper zugänglich gemacht und als Nahrung verwertet. Die nach dem Auftreten der Kopfblase nutzlos gewordene Fötalplazenta unterliegt nämlich sehr bald dem gleichen histolytischen Zerfall, dem auch die mütterliche Plazenta zum Opfer fiel. Die Zerfallsprodukte der Fötalplazenta gelangen dann gleichfalls mittelst Diffusion durch die zartwandige Kopfblase in das Blut des jungen Tiers hinein.

Gegen Ende der Entwicklung verkleinert sich die Kopfblase. Sie schrumpft mehr und mehr zusammen und wird schließlich vollständig in den Körper eingezogen. Soweit meine Beobachtungen reichen,



sind kurz vor der Geburt immer noch dürftige Überreste des mütterlichen und fötalen Plazentargewebes übrig, die allem Anschein nach bis zum Geburtsakt nicht vollständig mehr aufgebraucht werden. Auch bleibt am Kopfende des reifen Fötus außer dem Corpus luteum noch eine nicht resorbierbare, vielleicht als Exkret ausgeschiedene amorphe Masse zurück.

Vergleicht man den hier für *Hemimerus talpoides* geschilderten Entwicklungsgang mit den Entwicklungsprozessen bei andern Insekten, die gleichfalls lebende Junge zur Welt bringen, so kann es überraschend erscheinen, daß angesichts der relativen Häufigkeit der Viviparität im Insektenreiche, von der HOLMGREN<sup>1</sup> eine übersichtliche Zusammenstellung gegeben hat, doch die oben geschilderten Einrichtungen, mütterliche Plazenta, Fötalplazenta und Kopfblase anderweitig bisher nicht beobachtet worden sind. Freilich muß zugegeben werden, daß man bereits öfters von Plazentarbildungen bei den Insekten gesprochen hat.

Am bekanntesten ist in dieser Hinsicht die Entwicklung der viviparen Aphiden, bei denen am Hinterende des mütterlichen Eifollikels eine Wucherung, eine Art »Plazenta« entsteht, die in den Embryonalkörper aufgenommen wird und dort den sogenannten Pseudovitellus oder sekundären Dotter bildet. Indessen ist es nach den bis jetzt vorliegenden Untersuchungen zu urteilen durchaus nicht statthaft, den Pseudovitellus der Aphiden mit einem plazentaren Nährgewebe zu vergleichen, weil er nicht oder mindestens nicht nur zur Ernährung des Embryos dient. Der Pseudovitellus ist vielmehr ein seiner Funktion nach noch ganz rätselhaftes Organ, das im Laufe der Entwicklung keineswegs resorbiert wird, sondern im Gegenteil im Körper des Embryos sich noch beträchtlich vergrößert und sogar während der ganzen Lebensdauer des aus dem Embryo entstehenden Tiers erhalten bleibt. Der Pseudovitellus der Aphiden erinnert hiermit in vieler Hinsicht sehr stark an die in den Eiern der oviparen siebzehnjährigen Zikade, *Tibicen septemdecim*, von mir beobachtete Körnchenmasse, in welche später Zellen einwandern und die schließlich bei den Larven und den Imagines der Zikaden zu einem voluminösen im Abdomen gelegenen paarigen Organ wird. Ist auch die Bedeutung dieser bei vielen homopteren Rhynchoten vorkommenden Gebilde noch vollständig unbekannt, so ist doch wohl so viel klar, daß es sich hier nicht um Plazentarorgane handeln kann.

Zwei Fälle von Plazentarbildungen bei den Musciden sind von

---

<sup>1</sup> HOLMGREN, NILS, Über vivipare Insekten. In: Zool. Jahrb., Abt. Systematik, Geographie. 1903.

CHOLODKOVSKY<sup>1</sup> erst in jüngster Zeit beschrieben worden. Im ersten Falle beschreibt der Autor bei *Mesembrina meridiana* und *Mesembrina mystacea* L. eine longitudinale Längsfalte, die im mütterlichen Follikelepithel auftritt. Zwischen diesem Epithel und der Oberfläche des Eies entsteht alsbald die kutikulare Eischale (Chorion), welche nicht ganz gleichmäßig ausgebildet ist, sondern an der Dorsal-seite eine eigenartige Skulptur in Gestalt einer tiefen Längsrinne erkennen läßt, die durch die erwähnte vorspringende epitheliale Längsfalte bedingt wird. CHOLODKOVSKY bezeichnet die Epithelfalte als »Placenta ovarica«, weil er es für möglich hält, daß von ihr ausgehend halbflüssige Substanzen durch die Poren der kutikularen Eischale in das Innere des Eies aufgesogen werden, er bemerkt aber selbst, daß er dies nicht bestimmt behaupten will. Meiner Überzeugung nach besitzt diese Deutung nicht sehr viel Wahrscheinlichkeit. Verdickungen oder Umformungen in der ovariellen Follikelwand, die die Matrix der Eischale ist, sind dort nichts Seltenes, wo besondere Relief- und Skulpturverhältnisse an der Schale zur Ausbildung gelangen sollen. Bei *Mesembrina* dürfte die geschilderte Epithelfalte wohl kaum eine andre Bedeutung besitzen, indem sie vermutlich nur zur Erzeugung des Längseindrucks an der Schale dient. CHOLODKOVSKY hat ferner beobachtet, daß die epitheliale Längsfalte später zerfällt, es ist dies wiederum sehr verständlich, denn nach erfolgter Schalenbildung pflegen im Follikelepithel Zerfallserscheinungen nichts Seltenes zu sein.

Der zweite Fall liegt noch problematischer. Im Uterus einer viviparen Fliege (*Theria muscaria* L.) fand CHOLODKOVSKY eine mit Tracheen versorgte Erhebung, die von ihm hypothetisch als »Placenta trachealis« bezeichnet wurde, deren Bedeutung man indessen noch gar nicht kennt.

Wenn man unter einer Plazenta ein Organ versteht, das eine innige Verbindung zwischen Mutter und Fötus zum Zwecke der Ernährung des letzteren auf Kosten der ersteren ermöglicht, so ist es zweifellos, daß Plazentarorgane bei den viviparen Insekten ein äußerst seltenes Vorkommen bilden. Die Ausbildung einer Plazenta gerade bei *Hemimerus* im Gegensatz zu allen andern bisher untersuchten viviparen Insekten ist vielleicht verständlich, wenn man die Art der viviparen Vermehrung berücksichtigt. Bei der Viviparität der Insekten handelt es sich, genau genommen, um zwei voneinander

---

<sup>1</sup> CHOLODKOVSKY, N., Über den weiblichen Geschlechtsapparat einiger viviparen Fliegen. In: Zool. Anzeiger Bd. XXXIII. 1908.



verschiedene Fortpflanzungsarten, die bisher noch nicht mit genügender Schärfe auseinander gehalten worden sind.

Man hat bei den Insekten zu unterscheiden Viviparität infolge von Schwangerschaft in den Geschlechtswegen und Viviparität infolge von Schwangerschaft im Ovarium.

Im ersteren Falle durchläuft der Fötus seine Entwicklung in den Geschlechtswegen oder Gonocheten des Mutterinsekts und zwar in der Regel im Uterus oder auch in einer äußeren Genitaltasche, in die der Uterus (Vagina) einmündet. Ich bezeichne diese Fälle als Gonochetalschwangerschaft. Die Gonochetalschwangerschaft ist bei sehr verschiedenartigen Insekten zur Ausbildung gekommen. Sie findet sich namentlich bei vielen Fliegen, kommt aber auch bei niedern Insekten, z. B. manchen Blattiden vor, unter denen namentlich die südamerikanische *Panchlora viridis* ein bekanntes Beispiel bildet.

Im allgemeinen pflegt es sich bei der Gonochetalschwangerschaft, die unabhängig bei ganz verschiedenen Insektenarten entstanden ist, noch um eine ziemlich primitive Stufe zu handeln. Das reife Ei, anstatt sofort nach der Ausbildung abgelegt zu werden, bleibt in den ausführenden Gängen der Mutter aus den verschiedenartigsten Gründen zunächst zurück und macht daher seine Entwicklung im Mutterkörper durch. Recht charakteristisch in dieser Hinsicht ist das Verhalten der blauen Schmeißfliege, *Calliphora*. Wird eine solche Fliege während der Eiablage gestört, so fliegt sie davon, wobei die auf reflektorischem Wege erfolgende Ausstoßung der Eier unterbrochen wird und eine Anzahl von diesen im Körper zurückbleibt. Da nun die Entwicklung der Eier bei *Calliphora* sehr rasch vonstatten geht, so pflegt bei einer solchen Fliege später das nächstfolgende abzulegende Ei bereits in Gestalt einer jungen Larve den Mutterkörper zu verlassen.

Bei *Calliphora* und einigen andern Musciden kann also sowohl Oviparität wie Gonochetalschwangerschaft sogar noch bei einem und demselben Individuum vorkommen. In den meisten Fällen ist aber die Gonochetalschwangerschaft zu einer fixierten Eigentümlichkeit geworden, ohne allerdings, wie es scheint, im allgemeinen zu weiteren komplizierten Anpassungen zwischen dem sich entwickelnden Ei und der Mutter zu führen. Selbst bei den Pupiparen, die gleichfalls zu den Insekten mit Gonochetalschwangerschaft gehören, durchläuft das Ei seine Entwicklung im Uterus, ohne daß irgend welche speziellen Ernährungsorgane in Tätigkeit treten. Erst die aus dem Ei ausgeschlüpfte Pupiparenlarve wird von der Mutter mit dem Sekrete der sog. Milchdrüsen ernährt.

Anders liegt es bei denjenigen Insekten, bei denen Ovarialschwangerschaft vorkommt. Bei ihnen spielt sich die Entwicklung



tief im Innern des Mutterkörpers, in den Ovariolen des Eierstockes ab, und erst bei der Geburt hat das junge Tier die Genitalwege zu passieren. Die Ovarialschwangerschaft ist auch bei sehr verschiedenartigen Insekten unabhängig zustande gekommen. Die Cecidomyiden, die oben erwähnten Aphiden und manche Chrysomeliden (einige Arten von *Orina* und *Chrysomela*) sind hierfür namentlich charakteristische Beispiele.

Insekten, die beliebig ovipar sind oder Ovarialschwangerschaft zeigen, kennen wir nicht, so daß letztere dort, wo sie vorkommt, auch immer schon hinreichend fixiert sein dürfte. Wie es scheint, ist auch in allen Fällen von Ovarialschwangerschaft dafür gesorgt, daß dem im Eierstock der Mutter heranreifenden Ei reichliche Nährmaterialien zugeführt werden. Soviel mir wenigstens bekannt ist, kommt die Ovarialschwangerschaft nur oder doch sicherlich mindestens vorzugsweise<sup>1</sup> nur bei solchen Insekten vor, die in ihren Ovariolen besondere Nährzellen (Trophocyten) enthalten, welche bekanntlich keineswegs eine Eigentümlichkeit aller Insektenarten darstellen. Diese ovarialen Nährzellen versorgen die junge Eizelle so reichlich mit Nahrungsstoffen, daß sie später ihre ganze embryonale Entwicklungsperiode in dem Ovarium ohne Zuhilfenahme weiterer Einrichtungen absolvieren kann. Bei den pädogenetischen Miastorarten, deren Entwicklung kürzlich von KAHLE<sup>2</sup> in sehr gründlicher Weise untersucht wurde, wird von der Eizelle sogar direkt ein beträchtliches Quantum der den Nährzellen angehörenden Plasmaleiber aufgenommen. Auch bei den Aphiden ist an dem terminalen Ende (Endkammer) der Ovariolen eine Anzahl von Nährzellen vorhanden, die den heranreifenden Eiern in ausgiebiger Weise die notwendigen Nährsubstanzen übermitteln.

Bei *Hemimerus*, der gleichfalls zu den Insekten mit ovarialer Schwangerschaft gehört, liegen die Ernährungsverhältnisse für die Eierstockseier an und für sich ungünstiger als bei den Aphiden, den Coleopteren und Dipteren. Bei *Hemimerus* kommt jeder Eizelle nicht eine größere Zahl von Nährzellen wie bei den letzterwähnten Insekten zu, sondern jede Eizelle wird, wie bei allen Dermapteren, nur von einer einzigen Nährzelle versorgt. Überdies hat es sich gezeigt, daß bei *Hemimerus* die heranreifende Eizelle nicht einmal mit Dottermaterial versehen wird.

<sup>1</sup> Mehrere Fälle von Viviparität bei den Insekten bedürfen noch dringend einer bessern anatomischen und histologischen Klarlegung.

<sup>2</sup> KAHLE, W., Die Pädogenesis der Cecidomyiden. In: »Zoologica«. Heft 55. 1908.

Die vivipare Vermehrungsweise ist bei *Hemimerus* unbedingt notwendig, denn eine Ablage von Eiern, die einer langdauernden Brutpflege bedürfen, wie dies bei andern Dermapteren die Regel bildet, kann bei einem Insekt, das einen leicht beweglichen Nager bewohnt, natürlich nicht in Frage kommen. Eine Viviparität mittels Gonochetalschwangerschaft würde für *Hemimerus* ebensowenig zweckmäßig sein, weil eine äußere Genitaltasche wie bei allen Dermapteren fehlt und weil bei einer Entwicklung im Uterus die Produktivität nur eine sehr bescheidene sein müßte, denn im Uterus könnte jeweilig nur ein einziger Embryo Platz finden. Die Ovarialschwangerschaft ermöglicht dagegen die gleichzeitige Hervorbringung einer größeren Zahl von Nachkommen (durchschnittlich 8—10), weil zwar nicht in allen aber doch in den meisten Ovariolen je ein Junges heranreifen kann. Das *Hemimerus*weibchen vermag hiermit mehrere ziemlich große und zu selbständigem Leben fertig ausgebildete junge Tiere in ganz kurzen Intervallen nacheinander in die Welt zu setzen.

Da jedoch die Ernährungseinrichtungen im Ovarium der Dermapteren an und für sich nicht gerade sehr vorteilhaft sind, so kann auch bei *Hemimerus* die Erzeugung der zahlreichen Nachkommen in den Ovarien nur durch Ausbildung besonderer Nährgorgane, der oben geschilderten Plazentarorgane möglich gemacht werden, deren so sehr exzeptionelles Auftreten im Reiche der Insekten hiermit vielleicht einigermaßen erklärlich erscheint.

#### Diskussion.

Herr KORSCHOLT (Marburg).

Herr HEYMONS.

### Dritte Sitzung.

Mittwoch, den 2. Juni, 9—1½ Uhr.

**Wahl des nächsten Versammlungsortes.** Der Herr Vorsitzende schlägt vor, infolge der im nächsten Jahre stattfindenden Tagung des Internationalen Zoologischen Kongresses in Graz die Versammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft gleichzeitig mit diesem Kongreß abzuhalten und es wird demgemäß beschlossen.

Nachher nimmt Herr ZSCHOKKE (Basel) das Wort, um die schon früher ausgesprochene Einladung zu wiederholen, die Gesellschaft möge in einem der folgenden Jahre, wenn möglich 1911, nach Basel kommen. Diese Einladung wird für das folgende Jahr (1911) mit Dank angenommen.

**Beratung über die Vorstandswahl.** Bezüglich der Vorstandswahl wurde im vergangenen Jahr vorläufig beschlossen, daß

1. der notarielle Akt künftighin bei der Wahlhandlung in Wegfall kommen und

2. daß der Vorsitzende als solcher besonders gewählt werden solle.

Da die Beratung der Vorstandswahl auf dem Programm der diesjährigen Versammlung steht, so kann über beide Punkte nunmehr endgültig abgestimmt werden.

Der Punkt 1 wird dementsprechend zum Beschluß erhoben, d. h. die Feststellung des Wahlergebnisses soll nach Wegfall des notariellen Aktes in der im vergangenen Jahr vorgeschlagenen Weise durch den Vorsitzenden unter Hinzuziehung eines oder einiger (wenn möglich ortsansässiger) Mitglieder der Gesellschaft vorgenommen werden (vgl. S. 79 und 80 der vorjährigen Verhandlungen).

Ebenso wird Punkt 2 nunmehr definitiv angenommen, d. h. es soll der Vorsitzende als solcher besonders gewählt werden.

---

Hinsichtlich der im vergangenen Jahr beschlossenen Vorwahl des Vorstands macht der Herr Vorsitzende die Mitteilung, daß der Vorstand in der Abhaltung einer derartigen Vorwahl eine gewisse Schwierigkeit sieht und an deren Stelle Vorschläge für die Vorstandswahl machen würde, falls sich in der Versammlung kein Widerspruch dagegen erhebt. Es soll dadurch in keinerlei Weise ein Zwang ausgeübt, sondern nur der starken Stimmenzersplitterung entgegen gewirkt werden, die bei der vorjährigen Versammlung besonders stark betont und wegen welcher eben der Vorschlag einer bei Gelegenheit der Versammlung abzuhaltenden Vorwahl gemacht wurde.

Herr CHUN (Leipzig) hebt ebenfalls hervor, daß im Hinblick auf die immer wieder eintretende Stimmenzersplitterung die Nennung bestimmter Namen für die Vorstandswahl erwünscht sei, ohne daß jemand sich dadurch beeinflusst zu fühlen brauchte.

Der Herr Vorsitzende schlägt nunmehr zum Vorsitzenden der nächstjährigen Wahlperiode Herrn Prof. ZSCHOKKE (Basel) vor.

Herr CHUN hält es im Hinblick auf die übrigen Mitglieder des Vorstands für angezeigt, daß der 1. Vorsitzende auch für die folgende Wahlperiode dem Vorstand angehört und schlägt dementsprechend Herrn v. GRAFF vor. Für seine Person erklärte Herr CHUN aus dem Vorstand austreten zu wollen, ebenso Herr BRAUER (Berlin). Dieselbe Erklärung hatte der Schriftführer schon früher abgegeben.

Zu Vorstandsmitgliedern der nächsten Wahlperiode werden ferner vorgeschlagen die Herren R. HERTWIG (München) und BOVERI (Würz-



burg), zum Schriftführer Herr HAECKER (Stuttgart<sup>1</sup>), der sich auf vorherige Anfrage zur Übernahme dieses Amtes bereit erklärte.

Die Versammlung ist mit diesen Vorschlägen einverstanden.

---

Auf Vorschlag des Herrn Vorsitzenden beschließt die Versammlung Begrüßungsschreiben an die Herren Prof. Dr. REICHENBACH und Prof. Dr. BOETTGER (Frankfurt) mit dem Ausdruck lebhaften Bedauerns zu richten, sie nicht bei der Versammlung begrüßen zu können. Ebenso wird ein Schreiben an Frau Professor RÖMER (Charlottenburg) gerichtet, um ihr nochmals das tiefe und herzliche Beileid der Gesellschaft zum Ausdruck zu bringen.

---

Es folgt der

**Bericht des Herausgebers des »Tierreichs«,**

Herrn Prof. F. E. SCHULZE (Berlin).

Die Drucklegung der 24. Lieferung, welche die umfangreiche Bearbeitung der Gallwespen durch die Herren Prof. VON DALLA TORRE und KIEFFER enthält, konnte im Berichtsjahre noch nicht völlig abgeschlossen werden. Dagegen war es möglich, die Bearbeitung der Schmetterlingsfamilie der Brassoliden von Herrn STICHEL als 25. Lieferung herauszugeben. Für die Drucklegung einer folgenden Lieferung, welche Darstellung einer Milbenfamilie, der Ixodidae, durch Herrn Prof. NEUMANN in Toulouse bringen wird, sind die wichtigsten Vorarbeiten getroffen.

Das zweite Unternehmen, die Bearbeitung eines Nomenklators der Gattungen und Untergattungen des Tierreichs, dessen Plan ich im Vorjahre ausführlich erörtert hatte, konnte erheblich gefördert werden. Ich hatte darauf hingewiesen, daß bei diesem Unternehmen der Hauptwert auf eine kritische Revision der älteren Namen gelegt wird. Diese zeitraubende und mühevollen Arbeit ist in der Hauptsache beendet, so daß es nur erübrigt, die Namen aus der neueren Literatur nach den Angaben jüngerer nomenklatorischer Werke zu sammeln und einzufügen, was einen verhältnismäßig geringen Zeitaufwand beanspruchen dürfte.

Einen hervorragenden Anteil an der Gesamtzahl der Namen haben, wie vorausszusehen war, die Gattungen der Insekten und unter diesen besonders diejenigen der Käfer. Schätzungsweise dürfte die Zahl der Namen, die für Käfergattungen bis zum Jahre 1907 angewandt worden sind, 24000, also etwa ein Fünftel aller im Tier-

---

<sup>1</sup> Vom 1. Oktober dieses Jahres in Halle.

reich eingeführten Gattungsnamen, betragen. Es war mir sehr erwünscht, im April des vergangenen Jahres eine geeignete Hilfskraft bei der Bearbeitung der Namen dieser Insektengruppe in der Person des Herrn Dr. OBST gewinnen zu können, der sich vorher als Assistent des Berliner Zoologischen Museums speziell mit der Systematik der Käfer jahrelang beschäftigt hatte. Dank dieser Hilfe konnte die Zahl der geprüften Käfergattungsnamen bis jetzt schon auf etwa 10000 gebracht werden. Die Gesamtzahl aller bisher erledigten Tiergattungsnamen beträgt mehr als 60000, wozu noch etwa ebensoviele, in den neueren nomenklatorischen Werken registrierte Namen hinzuzufügen sein werden.

Der Herr Vorsitzende spricht dem bei der Versammlung leider nicht anwesenden Herausgeber des »Tierreichs« für die Berichterstattung den Dank der Versammlung aus.

Vortrag des Herrn R. WOLTERECK (Leipzig):

**Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden.**

(Mit 18 Figuren im Text.)

**Inhaltsübersicht.**

Seite

<b>Vorbemerkungen:</b> Allgemeines. — Erfordernisse des Materials. — Gewinnung der Elementararten. — Untersuchungsplan. — Bemerkungen über Kreuzung und Selektion bei Daphnien. . . . .	111
<b>I. Feststellung und Analyse der sämtlichen Phänotypen des Quantitativ-Merkmals »Kopfhöhe«</b> . . . . .	120
a. Die Ursachen der verschiedenen Kopfhöhe . . . . .	123
b. Feststellung und Darstellung der sämtlichen Phänotypen . . . . .	129
c. Genotypische Grundlage der spezifischen Kopfhöhe und genotypische Unterschiede . . . . .	136
Genotypus = Reaktionsnorm . . . . .	136
Die Anfänge genotypischer Verschiedenheit (natürliche Übergänge) . . . . .	138
Künstliche Übergänge . . . . .	140
Reaktionsunterschiede der Generationen . . . . .	143
<b>II. Analyse der phänotypischen und genotypischen Unterschiede des Quantitativ-Merkmals »Sexualität«</b> . . . . .	144
a. Feststellung und quantitative Bestimmung; Ursache der Unterschiede . . . . .	144
b. Die Anfänge genotypischer Verschiedenheit (natürliche Übergänge) . . . . .	146
c. Künstliche Übergänge . . . . .	146
d. Reaktionsunterschiede der Generationen . . . . .	147
Spezifische Generationsfolgen . . . . .	147
Deren Beziehungen zum natürlichen Milieu . . . . .	151
<b>III. Untersuchungen und Versuche über regressive Varianten</b> . . . . .	156
a. Das Nebenauge der Hyalodaphnien . . . . .	156
b. Das Scheitelzähnnchen der Hyalodaphnien . . . . .	158

IV. Versuche zur Hervorbringung neuer genotypischer Quantitativ-Merkmale durch Milieueinfluß . . . . .	162
--	-----

Zusätze: 1. Die Ursachen der kontinuierlichen Variation in JOHANNSENS und meinen Versuchen . . . . .	166
2. Zur Stoffwechselphysiologie der Cladoceren . . . . .	168
3. Entstehung von partiellen Veränderungen der Reaktionsnorm	170
4. Sexualität und Generationszyklen . . . . .	171

### Vorbemerkungen.

Als Resultat der experimentellen, vorzugsweise botanischen Vererbungsarbeiten der letzten Jahrzehnte — wie sie einerseits in den von MENDEL inaugurierten Kreuzungsversuchen, anderseits in den Reinzuchtexperimenten JOHANNSENS<sup>1</sup>, endlich drittens in den berühmten Mutationen DE VRIES<sup>2</sup> vorliegen —, scheint sich eine ganz neuartige Vorstellung über das Wesen der Artveränderung zu ergeben. Diese Vorstellung, die im Anschluß an DE VRIES insbesondere von W. JOHANNSEN<sup>1</sup> in aller Schärfe vertreten wird, steht in einem kaum überbrückbaren Gegensatz sowohl zu der gesamten lamarckistischen Richtung in der Botanik, als auch besonders zu den Anschauungen beinahe sämtlicher Zoologen, ob sie nun Selektionisten oder Lamarckianer sein mögen.

Wir hören Folgendes: Die Elementararten (nicht um den künstlichen Sammelbegriff der systematischen »Spezies« handelt es sich) unterscheiden sich durch das Sortiment von Anlagen, Determinanten, Genen, welche sie in ihrem Keimplasma vererben. Soweit entspricht die »exakte Erblchkeitslehre« (JOHANNSEN) den älteren Vorstellungen, insbes. WEISMANN<sup>3</sup>; ja mehr noch: sie liefert, soweit es sich um die Existenz und die Kontinuität von besondern Keimplasma-Elementen handelt, die glänzendsten Beweise, welche sich WEISMANN für die Richtigkeit seiner theoretischen Vorstellungen wünschen könnte. — Das Abweichende der neuen Lehre betrifft die Veränderung der erblichen Anlagen:

1. Diese Anlagen sind feste Größen, welche weder bei Geschwister-Individuen (bzw. im Keimplasma von deren Eltern) die ge-

<sup>1</sup> Vgl. vor allem JOHANNSENS neues Buch: Elemente der exakten Erblchkeitslehre. Jena, G. Fischer, 1909 (515 S.).

Vgl. ferner das Referat von ARNOLD LANG in diesen »Verhandlungen«. — Endlich möchte ich hier auf die wichtigen Arbeiten des Heidelberger Botanikers GEORG KLEBS aufmerksam machen, da ich in dem Vortrag auf diese u. a. einschlägige Arbeiten nicht eingehen konnte. KLEBS hat an verschiedenen Pflanzen (*Sempervivum*, *Sedum*) den außerordentlichen Umfang der kontinuierlichen, milieubedingten Variabilität gezeigt. Vgl. insbesondere seine »Studien über Variation« (Archiv f. Entwicklungsmech. 1907).



ringste Variabilität zeigen, noch im Verlauf der Generationen allmählich verändert werden können. Eine Veränderung der Anlagen und damit des erblichen Charakters der Elementarart erfolgt ausschließlich durch sprungartige Mutationen; die fluktuierende, individuelle oder kontinuierliche Variabilität ist für die erbliche Artbeschaffenheit gänzlich belanglos.

2. Der Charakter der Anlagen-Änderung, also die Richtung dieser Mutationen, steht in keinem ursächlichen Verhältnis zu den Milieubedingungen. Extreme Milieuveränderungen mögen wohl das Auftreten von Mutationen begünstigen, etwa dadurch, daß sie das »Gleichgewicht des Keimplasmas erschüttern«, aber die derart ausgelösten, sprungartigen Keimplasma- und damit Artveränderungen lassen in ihrer Beschaffenheit keine ursächliche Beziehung zum Milieucharakter erkennen.

Das Milieu bestimmt also keineswegs direkt die erbliche Artveränderung (Lamarckismus), aber auch seine indirekte Wirksamkeit (durch Auslese der ihm am meisten adäquaten Varianten: Selektionsismus) ist eine ganz sekundäre. Die Selektion verfügt ja nicht mehr über die Mannigfaltigkeit der stets vorhandenen fluktuierenden Keimesvarianten (und sie kann erst recht nicht schon innerhalb der Organe, Gewebe oder Keimzellen richtungsgebend eingreifen); ihr bleibt nur noch ein Wirkungsbereich unter den von Zeit zu Zeit auftretenden fertigen Mutationen. Hier wird sie die allzu unpraktischen Mutanten durch Begünstigung passenderer Formen ausmerzen, soweit erstere nicht schon von selbst, durch Lebensunfähigkeit oder Unfruchtbarkeit, vom Schauplatz abtreten.

Also: es gibt keine kontinuierliche Variation und damit keine kontinuierliche Evolution.

Und: es gibt keinen bestimmenden Einfluß des Milieus, es sei denn die Ausmerzung ungünstiger Mutanten. —

Das sind harte Schläge gegen diejenigen Vorstellungen über das Werden der organischen Welt, in denen wir alle aufgewachsen sind. Gerade dem Zoologen stehen so viele und so einleuchtende Beispiele von Formenreihen und von feinabgestuften Anpassungen vor Augen, daß er sich nur schwer an die Vorstellung einer diskontinuierlichen Entwicklung gewöhnen kann, und daß er den bei jedem Schrittlchen der Artveränderung bestimmenden Einfluß des Milieus (ob es nun direkt oder indirekt wirkt) sich kaum aus dem Weltbilde wegdenken kann, ohne damit das geistige Band aus der Hand zu geben, das allein ein nicht-metaphysisches Verstehen der ganzen Hinaufentwicklung ermöglicht.

Aber die Vertreter der »exakten Erblchkeitslehre« stützen sich

auf analytische Experimente, und sie sehen daher alle solche auf das Tatsachenmaterial, das wir nun glücklich seit DARWIN aufgehäuft haben, gestützten Betrachtungen als belanglos an, — als Sentiments des Lohgerbers, dem die Felle davonschwammen. Denn allerdings: experimentell analysiert ist ja jenes reiche Material an beobachteten Tatsachen nur zum allergeringsten Teile.

Wir müssen also, wenn wir gegen die neue Lehre wirksam kämpfen wollen, uns in der Tat der Waffen der Gegner, vor allem des analytischen Experiments, bedienen; dann wird sich ja einmal herausstellen müssen, wieweit die »alten« Vorstellungen: kontinuierliche Artveränderung unter bestimmender Milieuwirkung, und wieweit die neuen Lehren: Diskontinuierliche Veränderungen ohne Milieubestimmung Geltung haben. Dabei muß uns klar sein, daß bisher nur das Auftreten der letzteren, der Mutationen, nicht das der ersteren experimentell bewiesen ist.

#### Erfordernisse des Materials für Artänderungsversuche.

Wenn wir exakt feststellen wollen, ob eine Eigenschaft sich durch kontinuierliche oder durch Sprungvariation verändert bzw. verändert hat, so benutzen wir am besten quantitativ bestimmte Merkmale (z. B. Längenmasse), deren Variationen zahlenmäßig festgelegt werden können. Es ist meines Erachtens eine schwache Seite und deshalb ein Angriffspunkt der neuen Vorstellungsweise, wie sie JOHANNSEN vertritt, daß er die an qualitativen, alternativen Eigenschaften (z. B. Farbe) gewonnenen Erfahrungen vollständig auf die quantitativen Merkmale überträgt. Ferner müssen wir Sorge tragen, den Einfluß der Kreuzbefruchtung aus unsern Experimenten möglichst auszuschließen, indem wir mit ungeschlechtlich oder parthenogenetisch sich vermehrenden Organismen oder mit Selbstbefruchtern arbeiten. Auf diese Weise bekommen wir die für manche Versuche unentbehrliche Möglichkeit, die Variation und Vererbung in »reinen Linien« (JOHANNSEN) zu untersuchen.

Drittens endlich ist es wünschenswert, daß wir es mit Organismen zu tun haben, welche eine gewisse Mannigfaltigkeit an kleinen (aber erblichen) Unterschieden aufweisen. Die vergleichende Untersuchung wird sich dann mit Formen befassen, welche außer einem oder einigen solcher meßbaren Unterschiede keine wesentlichen Verschiedenheiten zeigen, also mit einander nahestehenden Elementararten (»Biotypen« JOHANNSEN).

Dem bekannten dänischen Botaniker gelang es, solche Elementararten in großer Zahl aus den Kulturrassen von Getreide- und Bohnenarten rein darzustellen, während sie für zoologische Unter-

suchungen in den ebenso zahlreichen wie mannigfaltigen Lokalrassen, z. B. von Daphniden und andern Cladoceren unsrer Seen und Teiche vorliegen; für eine Anzahl solcher Lokalrassen konnte

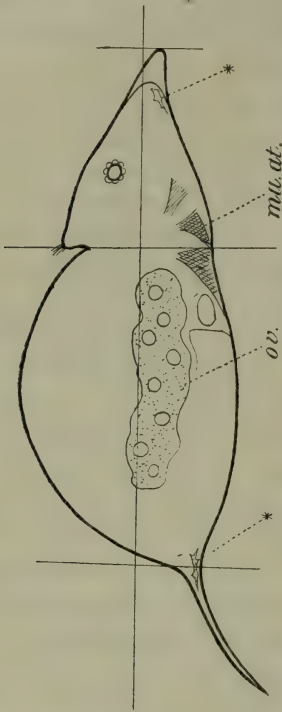


Fig. 1.

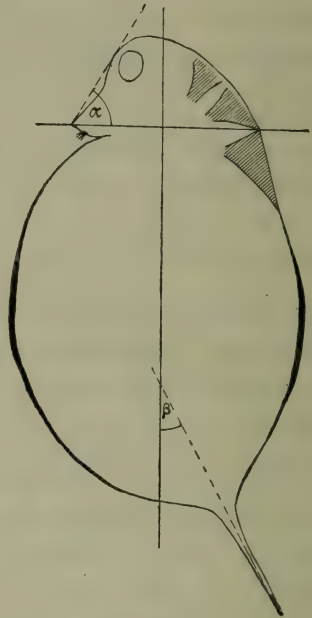


Fig. 2.

Fig. 1. Seitenansicht eines *Hyalodaphnia cucullata*-♀ von mittlerer Kopfhöhe. Das eingezeichnete Achsenkreuz dient zur Bestimmung der relativen Kopfhöhe. Man gewinnt eine einheitlich brauchbare Kopfbasis durch eine Verbindungslinie zwischen der Rostrumspitze (unterer Rand) und der Grenze zwischen 2. und 3. Antennenmuskel (*mu. at.*). Die in der Mitte dieser Grundlinie errichtete Senkrechte stellt die Längsachse des Körpers dar, auf welcher man die Kopfhöhe und Schalenlänge, wie eingezeichnet, auftragen und messen kann. Aus den Maßzellen berechnet man dann die »relative Kopfhöhe« (auf die Schalenlänge 100 bezogen). Es ist jedesmal eine Kamerazeichnung des Umrisses (mit der Kopfbasis) nötig, die sich auch nach dem lebenden, mit sehr wenig Wasser auf den Objektträger gebrachten Tier leicht und schnell herstellen läßt. (Vgl. auch die Erklärung von Fig. 7.)

Fig. 2. *Daphnia longispina* aus dem Untersee bei Lunz. Außer dem Achsenkreuz ist der Stirnwinkel  $\alpha$  und der Spinawinkel  $\beta$  eingetragen.

ich nachweisen, daß es in der Tat erblich verschiedene Biotypen sind (Verh. d. D. Zool. Ges. 1908. S. 234—240).

Auch die beiden andern Erfordernisse ließen sich einerseits an



JOHANNSENS Material, anderseits an meinen Daphniden erfüllen: »Reine Linien« isolierte JOHANNSEN durch Selbstbefruchtung, ich durch fortgesetzte parthenogenetische Vermehrung unter beständiger Kontrolle der Kulturen und Ausschluß bzw. Isolierung der mit Ephippien versehenen, also befruchtungsbedürftige Eier ausbildenden ♀♀. Schon die rechtzeitige Isolierung und darauf folgende kräftige Ernährung solcher ♀♀ genügt bei vielen Rassen, um die reinen Linien fortführen zu können (falls für diesen Zweck Geschwister-♀♀ ohne Ephippien fehlen sollten), denn fast stets kehren die Tiere unter günstigen Umständen nach Ablage mehrerer Ephippien wieder zur Bildung parthenogenetischer Eier (Subitaneier) zurück; und zwar entstehen aus solchen (»postephippialen«) Jungferneiern fast ausnahmslos wieder ♀♀. Das Auftreten von ♂♂ in den Kulturen kann vernachlässigt werden, so lange keine Ephippien auftreten; dadurch, daß von jeder neuen Generation einzelne ♀♀ zur Nachzucht isoliert werden, werden sie ohnehin ausgeschaltet.

Als quantitativ bestimmbare Merkmale endlich benutzte bekanntlich JOHANNSEN Eigenschaften wie die Länge der Bohnen und den Schartigkeitsgrad der Gerstensorten, während bei den Daphniden sich die Länge des Schalenstachels, die Höhe des Kopfes (auf die Schalenlänge bezogen), der »Stirnwinkel« und »Spinawinkel« (vgl. Fig. 1 und 2), ferner der Grad der Sexualität (vgl. unten, S. 144) als brauchbare Merkmale darboten.

So bilden also die Bestände (»Populationen«), mit welchen JOHANNSEN experimentierte, und meine Daphnidenkulturen in den drei Hauptpunkten ein hinreichend vergleichbares Material trotz des völligen Verschiedenseins in morphologischer Beziehung, das ja nun einmal für höhere Pflanzen und Metazoen nicht zu vermeiden ist.

#### Gewinnung der Elementararten.

JOHANNSEN ging bekanntlich davon aus, daß er aus scheinbar einheitlichen, in Wirklichkeit aber gemischten Populationen durch fortgesetzte Isolierung der extremen Varianten verschiedene Elementararten oder Biotypen gewann. Erst diese erwiesen sich durch ihre weitere Vererbung als wirklich einheitlich und unveränderlich: die Nachkommen jedes Individuums, auch z. B. des größten und kleinsten zeigen den gleichen Mittelwert und dieselben Abweichungen. (JOHANNSENS mit Recht Aufsehen erregendes Resultat war bekanntlich, daß Selektion unter den Varianten einer solchen Elementarart ohne jeden erblichen Einfluß ist, auch wenn sie Jahr für Jahr in gleichem Sinne fortgesetzt wird. Dieses Resultat erschüttert ernstlich die Grundlagen der statistischen Variations- und Erbllichkeitsforschung,

wie sie von der GALTON-PEARSONSchen Schule betrieben wird. Vor allem wird die Bedeutung des berühmten Regressionsgesetzes, das nach der Meinung vieler die Basis aller exakten Vererbungs- und Artbildungsforschung bilden sollte, durch JOHANNSEN in Frage gestellt.)

Bei den Daphniden ist die Gewinnung der Elementararten einerseits eine einfachere, anderseits eine kompliziertere Angelegenheit. Einfacher deshalb, weil die meisten darauf untersuchten natürlichen Populationen (Bewohnerschaften von Seen und Teichen), sich als einheitlich erwiesen. In einzelnen Gewässern, so in dem mehrere Quadrat-kilometer großen Teich bei Torgau konnte ich dagegen in einer scheinbar einheitlichen Population von *Daphnia longispina-galeata* zwei Biotypen nachweisen, welche sich in ihrer Erblichkeit und in den »relativen Phänotypen« (vgl. unten) nicht unerheblich unterscheiden.

Ähnliches wird sich wohl noch für manche Gewässer nachweisen lassen, so vermute ich es für einige der von WESENBERG-LUND so eingehend untersuchten Daphnien-Populationen der dänischen Seen.

Erstaunlich wäre nun eigentlich nicht die Tatsache, daß in einem See mehrere Elementararten von *Daphnia longispina* und *cucullata* vorhanden sind, sondern vielmehr die, daß offenbar meistens nur ein Biotypus von jeder dieser Arten oder Unterarten vorhanden ist. Und damit kommen wir an die kompliziertere Seite unsrer Frage (verglichen mit den durch Selbstbefruchtung konservierten Biotypen der Bohnen- und Getreidearten), an die noch wenig geklärten Ursachen jener Einheitlichkeit.

Soweit Daphnidenarten in Betracht kommen, bei welchen die geschlechtliche Vermehrung und damit die Bildung transportfähiger Dauerstadien eine größere oder geringere Rolle spielen, müssen wir nämlich eigentlich erwarten, daß die Vermischung der einzelnen Lokalformen eine erhebliche ist — während sie in Wirklichkeit beinahe gleich Null zu sein scheint. Als Resultat solcher Vermischung müßten wir in den Seen stets inkonstante Formen von verschiedener Erblichkeit antreffen, anstatt der auffälligen Konstanz, welche die Lokalformen Jahr für Jahr auszeichnet. (Vgl. dazu Verhandl. 1908, S. 239.)

Viel wichtiger als die Vermischung der Lokalarten mit fremden Biotypen scheint die Vermischung zu sein, welche innerhalb mancher Lokalarten am Ende der Fortpflanzungsperiode einzutreten pflegt. Durch diese allgemeine Vermengung der individuellen Keimplasmen werden alljährlich die etwa innerhalb der Lokalart auftretenden Differenzen ausgeglichen.

Nun gibt es bei den Daphniden alle Übergänge zwischen obligatorischer Amphigonie wenigstens zu einer Zeit des Jahres, und völliger Parthenogenese. Bei den meisten Daphniden unsrer Seen scheint



ein größerer oder kleinerer Teil der ♀♀ die Parthenogenese stets auch dann beizubehalten, wenn die andern Individuen (Majorität oder Minorität) zur Bildung von Dauereiern und ♂♂ übergegangen sind.

Es wäre eine lohnende Aufgabe, die Erbliehkeitsverhältnisse für in verschiedenem Maße sexuelle Kolonien vergleichend zu studieren und zumal auch solche Populationen heranzuziehen, welche die Amphigonie ganz aufgegeben haben (z. B. *Bosmina* und *Daphnia longispina-hyalina* der großen Alpenseen). Bei den letzteren Formen müssen wir wohl innerhalb der Population eine Aufspaltung in mehrere Biotypen erwarten. —

Für unsre heutige Aufgabe hat diese ganze Betrachtung ein mehr theoretisches Interesse (zur Orientierung über das Arbeitsmaterial) als praktische Bedeutung. Denn in meinen Kulturen habe ich es ja auf jeden Fall mit einzelnen Biotypen zu tun, wenn ich von einem einzigen ♀ die parthenogenetisch entstandene Nachkommen-Generationen untersuche. Diese Generationen stellen genau ebenso »reine Linien« dar, wie es die von JOHANNSEN untersuchten sind.

Sie also sind in erster Linie das Arbeitsmaterial für die experimentelle Analyse der Quantitativmerkmale, deren Veränderung (ob kontinuierlich oder diskontinuierlich, und ob mit oder ohne Bestimmung durch das Milieu) studiert werden soll.

#### Untersuchungsplan.

Eine derartige Untersuchung hat planmäßig in mehreren Richtungen zu erfolgen; nachdem der Nachweis geführt ist, daß es sich in den zu vergleichenden Lokalformen um Elementararten und nicht nur um »Standortsmodifikationen« handelt (vgl. den vorjährigen Vortrag), ergeben sich folgende Aufgaben:

1. Analyse der sämtlichen Modifikationen, welche die einzelnen Merkmale des Biotypus zeigen können, nach den sie verursachenden Milieuverhältnissen (Kulturbedingungen) geordnet. Dabei werden einerseits die sämtlichen Erscheinungstypen des betreffenden Merkmals (die »Phänotypen« JOHANNSENS) eruiert, anderseits werden aber auch die erblichen »genotypischen« Unterschiede der Biotypen dadurch festgestellt, daß wir diese Biotypen unter gleichen Milieubedingungen vergleichen. Um den variierenden Einfluß der individuellen Embryoernährung zu eliminieren, werden nicht die an einzelnen Individuen gewonnenen Maße verglichen, sondern die Mittelwerte aus einer möglichst großen Anzahl von gleichaltrigen Individuen der gleichen Generation und Milieustufe.

Somit zerfällt bereits diese erste Aufgabe, die Analyse der vorhandenen Biotypen, selbst wenn wir uns auf die Prüfung



eines einzigen Merkmals (z. B. Kopfhöhe) beschränken, in drei Unteraufgaben von steigender Schwierigkeit:

a) Feststellung der ganzen Variationsbreite des betreffenden Merkmals unter allen möglichen Milieubedingungen.

b) Feststellung derjenigen Milieubeschaffenheit, welche jede einzelne Modifikation des betreffenden Merkmals hervorruft.

c) Feststellung der (erblichen) Unterschiede, welche die sämtlichen Modifikationen des betreffenden Merkmals bei verschiedenen Biotypen unter jeweils gleichen Milieuverhältnissen aufweisen.

2. Ein zweites Arbeitsgebiet bildet sodann die Prüfung der so gefundenen Genotypusbesonderheiten zweier Elementararten durch die Kreuzung. Es ist die Frage zu lösen, ob die gefundenen quantitativen Sondermerkmale sich bei der Kreuzung zu intermediären Formen vermischen, oder ob — und in welcher Gesetzlichkeit — sie den Dominanz- und Spaltungsregeln folgen.

3. Ferner ist zu versuchen, ob die in reinen Linien isolierten Biotypen durch fortgesetzte Selektion der extremen Varianten verändert werden können.

4. Endlich ist zu prüfen, ob und inwieweit andauernde Einwirkung bestimmter Milieubedingungen die Merkmale eines Biotypus erblich zu ändern vermag.

---

Meine Experimente erstrecken sich bisher nur über den Zeitraum von 3 Jahren und betreffen zunächst vorzugsweise die unter 1 genannte Aufgabengruppe. Auch die übrigen Fragen wurden von Anfang an mit in Angriff genommen, doch ließen sich in dieser Zeit naturgemäß noch nicht, wie bei jener Analyse, abschließende Resultate erzielen. — Eine ausführliche Schilderung meiner Versuche, sowie das Zahlenmaterial, das meiner heutigen allgemeinen Darlegung zugrunde liegt, soll baldmöglichst in Buchform erscheinen. —

Bemerkungen über Kreuzung und Selektion bei Daphnien.

Zu den Punkten 2 und 3 (die in der vorliegenden Mitteilung sonst noch keine Rolle spielen werden) bemerke ich kurz Folgendes.

ad 2. Kreuzungsversuche stoßen neben andern Hindernissen vor allem auf die methodische Schwierigkeit, einwandfreies Zahlenmaterial zu erhalten, nämlich eine genügend große Zahl von Nachkommen, um für die bastardierten Quantitativmerkmale Mittelwerte geben zu können. Und zwar sollten diese Nachkommen von unter sich gleichwertigen, d. h. derselben Kultur und Generation angehörenden Männchen und ebenso unter sich gleichwertigen Weibchen abstammen. Wir werden nämlich im folgenden sehen, daß zur

Bestimmung des genotypischen Wertes eines quantitativen Merkmals sowohl die Definierung der »Milieustufen« als auch oft die Generationszahl nicht entbehrt werden kann.

Die relativ wenigen Bastarde, welche ich aus zahlreichen Versuchen an *Daphnia longispina*- und *cucullata*-Lokalarten erhielt, zeigten intermediären Charakter, doch ist eine einwandfreie Verwertung bisher, wie gesagt, unmöglich. Ich bespreche diesen Punkt hier nur, um andre Untersucher darauf hinzuweisen, daß die (so besonders lockenden) Bastardierungsversuche (wenigstens für Quantitativmerkmale) nur auf Grund einer eingehenden phänotypischen und genotypischen Analyse Wert haben und auch dann nur, wenn das erhaltene Material den eben erwähnten Bedingungen (Mittelwerte, Gleichwertigkeit des Elternmaterials) entspricht.

ad 3. Die große Mehrzahl meiner Versuche, innerhalb der reinen Linien durch Selektion der extremen Varianten neue Genotypen hervorzurufen, ergab negative Resultate, ganz entsprechend den Befunden von JOHANNSEN. Über die Ausnahmen von dieser Regel, also über die in einzelnen Versuchsreihen bei fortgesetzter Auslese auftretenden Veränderungen konnte ich bisher noch nicht hinreichende Klarheit gewinnen, um sie hier verwerten zu können. Ich berühre deshalb im Folgenden auch diesen Punkt nur soweit, als ich damit andern Untersuchern eventuell dienlich zu sein glaube.

Auf die beobachteten Mutationen, durch deren Isolierung (Selektion) man in der Tat Linien von stark veränderter Erbllichkeit erhalten kann, komme ich in anderm Zusammenhange noch kurz zurück (S. 137). Sie sind bei *Daphnia* gewiss von nebensächlicher Bedeutung für die Artbildung.

Was nun die wichtige Frage betrifft, ob allein durch fortgesetzte Selektion von Plus- oder Minusvarianten ein Merkmal kontinuierlich verändert werden kann, so möchte ich hier nur auf die Notwendigkeit hinweisen, ganz scharf den Einfluß des Milieus auf diese Veränderung von dem der Selektion abzugrenzen. Das hat sich bei *Daphnia* als recht schwierig herausgestellt; ja es erscheint zweifelhaft, ob man den Milieufaktor (einschließlich der Embryoernährung) ganz aus den Selektionsversuchen eliminieren kann. Aussichtsreich sind dagegen Versuche, den Selektionsfaktor dadurch zu bestimmen, daß man z. B. die Wirkung von Milieusteigerung ohne Selektion der Plusvarianten mit der Wirkung von Milieusteigerung mit gleichzeitiger Auslese der stärksten Plusabweicher vergleicht. Der Einfluß der Selektion ergibt sich dann aus der Differenz zwischen den Erfolgen der einfachen und denen der kombinierten Methode. So weit sind wir aber noch nicht; wir werden sehen, daß sich von einer

artverändernden Milieuwirkung (ad 4) bis jetzt nur die ersten Anfänge zeigen lassen, soweit es sich um die künstliche Hervorrufung neuer Genotypen handelt. — Über Selektion regressiver Varianten vgl. S. 158.

Sehen wir nun aber zunächst zu, ob sich nicht schon aus der Analyse der vorhandenen *Daphnia*-Genotypen zwingende Schlüsse über die Natur ihrer Artveränderung ziehen lassen.

### I. Feststellung und Analyse der sämtlichen Phänotypen des Quantitativ-Merkmals »Kopfhöhe«.

Unter dem »Phänotypus« einer Eigenschaft verstehen wir mit JOHANNSEN den Mittelwert dieses Merkmals für irgend eine Lebenslage, z. B. die mittlere Länge der Halme in einem gleichmäßig gedüngten und bewässerten Roggenfelde. Dieser Phänotypus kann einheitlich sein, wenn sämtliche Pflanzen zu einer Elementarart gehören, oder nur scheinbar einheitlich, indem mehrere erblich (»genotypisch«) verschiedene Elemente darin stecken, wenn wir es also mit einer »gemischten Population« zu tun haben. Wir beschäftigen uns im folgenden jedoch nur mit solchen Phänotypen, deren Einheitlichkeit wir bereits durch Vererbungsversuche festgestellt haben. Um die Darstellung zu vereinfachen, wollen wir ferner zunächst nur ein bestimmtes Merkmal ins Auge fassen, nämlich die Kopfhöhe von *Daphnia*-Lokalrassen (= Elementararten), und zwar die auf die Schalenlänge 100 bezogene »relative« Kopfhöhe (vgl. Fig. 1 und die beistehende Erläuterung).

Unsre erste Aufgabe ist nun, den Phänotypus der Kopfhöhe in der natürlichen Population, also an den in ihrem See oder Teich gleichzeitig gefangenen Daphnien zu berechnen, indem wir 100 Exemplare ( $\text{♀♀}$  oder  $\text{♂♂}$ ) messen und daraus die Frequenzkurve und aus ihr den gesuchten Mittelwert = Phänotypus berechnen. Eine solche Berechnung hat jedoch eigentlich nur dann Wert, wenn es uns gelingt, gleichaltrige Tiere zu erhalten, d. h. Tiere, welche die gleiche Anzahl von Häutungen durchgemacht haben, da auch die relative Kopfhöhe sich im Lauf des Lebens ändert. Wir müssen uns indessen darauf beschränken, annähernd gleich »ausgewachsene« Tiere — es kommen vorzugsweise  $\text{♀♀}$  in Betracht — für die Konstruktion unsrer Kurven auszuwählen. Dennoch erhalten wir in vielen Fällen mehrgipflige Kurven, wenn nämlich ausgewachsene  $\text{♀♀}$  von verschiedenen Generationen vorhanden sind, die sich zumal im Frühjahr erheblich in der Kopfhöhe unterscheiden können.

Es ist deshalb unerlässlich, die »natürlichen« Frequenzkurven mit



solchen zu vergleichen, die wir an kultiviertem Material gewonnen haben, so zwar, daß wir nunmehr die verglichenen Individuen sämtlich aus einer Generation und Altersklasse entnehmen.

Wenn wir nun die gleiche Untersuchung im Freien zu verschiedenen Jahreszeiten vornehmen, so finden wir bekanntlich bei vielen Daphnien ganz andre Kopfhöhen im Frühjahr, im Hochsommer und im Herbst — Winter. Demnach wird unsre Frequenzkurve und ihr Mittelwert wiederholt den Platz ändern (Fig. 3); wir erhalten eine Frühjahrskurve, eine Sommerkurve usw. Oder genauer

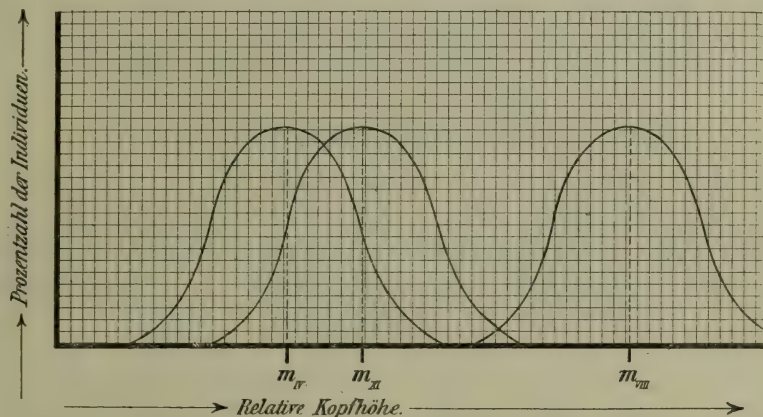


Fig. 3. Halbschematische Darstellung von drei Frequenzkurven für die relative Kopfhöhe einer im Freien beobachteten *Hyalodaphnia*-Rasse. Die Kurve links repräsentiert die ausgewachsenen ♀♀ eines Aprilfanges, die Kurve rechts diejenigen eines Augustfanges, die mittlere diejenigen eines Novemberfanges. Für jede der drei Kurven ist der Mittelwert  $m_{IV}$ ,  $m_{VII}$ ,  $m_{XI}$  bezeichnet.

ausgedrückt: die Kurve und damit der Phänotypus der Kopfhöhe verschiebt sich vom Frühjahr bis etwa September nach der Plus-Seite, um dann wieder nach der Minus-Seite zu rücken.

WESENBERG-LUND hat für viele Lokaldaphnien der Dänischen Seen die Veränderung der Körperformen an typischen Exemplaren vortrefflich dargestellt; umstehend ist eine dieser charakteristischen Cyklomorphosen wiedergegeben. Sämtliche Tiere sind aus dem betreffenden See, nicht aus Kulturen entnommen.

Solche Darstellungen sind, zumal wenn sie über mehrere Jahre sich erstrecken, völlig ausreichend, um die Erscheinungsformen der betreffenden Lokalrasse deskriptiv zu charakterisieren. Um aber die besondere erbliche Natur (den Genotypus) einer Elementarart zu durchschauen, können wir die Kulturen nicht entbehren.

In unsern Kulturen können wir alle die verschiedenen Kopf-

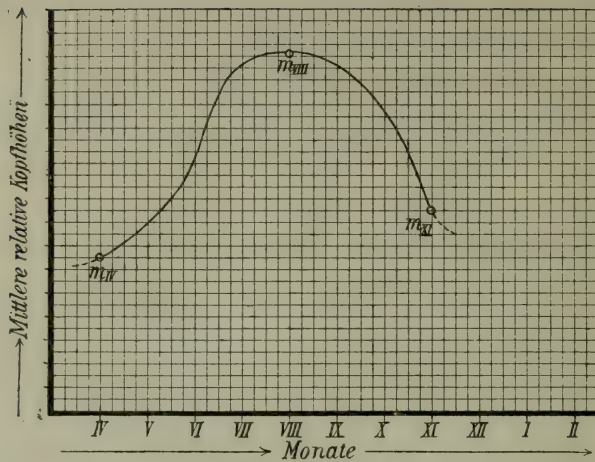


Fig. 4. Halbschematische Darstellung der Jahreskurve der relativen Kopfhöhe einer *Hyalodaphnia*-Rasse, auf Grund der Mittelwerte, welche aus den Frequenzkurven der einzelnen Monate berechnet sind. Die drei Mittelwerte aus Fig. 3 sind besonders bezeichnet.

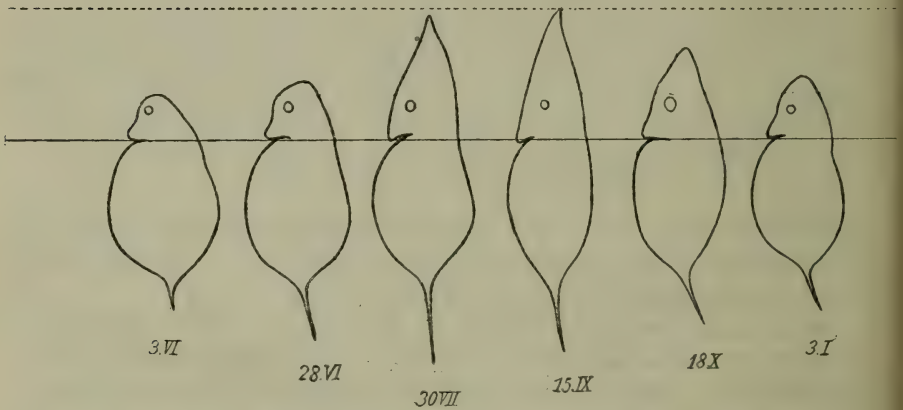


Fig. 5. Darstellung der Cyclomorphose einer *Hyalodaphnia* nach WESENBERG-LUND. Es werden möglichst typische Einzelexemplare bei gleicher Vergrößerung nebeneinander gezeichnet. (Durch Verbindung der Scheitelpunkte würde man eine Jahreskurve der absoluten Kopfhöhen erhalten, welche jedoch nicht ganz so brauchbar sind wie die in Fig. 4 verwendeten Mittelwerte der relativen Kopfhöhen.) Zur Darstellung wurde die von W.-L. (Plankton-investig. of the Danish Lakes II. 1908) beschriebene *Hyalodaphnia* des Skanderborg-Sees gewählt, weil diese auch in der Spinalänge und dem Spinawinkel eine deutliche Periodizität zeigt.

höhen, welche wir im Laufe des Jahres in einem See finden, künstlich erzeugen. Natürlich müssen wir für hinreichend günstige Kulturbedingungen<sup>1</sup> Sorge tragen, was mir nach mancherlei Versuchen auch für die rein pelagische *Hyalodaphnia cucullata* gelang.

#### a. Die Ursachen der verschiedenen Kopfhöhe.

Drei verschiedene Faktoren sind es hauptsächlich, von denen die verschiedene Kopfhöhe innerhalb eines Biotypus (zugleich mit andern Formmerkmalen, wie Spinalänge, Spinawinkel, Stirnwinkel und Gesamtgröße) abhängt: Ernährung, Temperatur und Generationszahl.

#### Äußere Faktoren.

Bisher hat man die Temperatur als das ausschlaggebende Moment betrachtet, zumal seit WO. OSTWALD<sup>2</sup> darauf hingewiesen hat, daß durch die steigende Temperatur die innere Reibung des Wassers herabgesetzt wird. Infolgedessen brauchen die Planktonorganismen bei höherer Temperatur einen größeren Sinkwiderstand, um sich schwebend zu erhalten, als sie ihn bei niedriger Temperatur in dem dann dichteren Wasser nötig haben.

Der Sinkwiderstand des *Daphnia*-Körpers wird nun u. a. durch Körperfortsätze (einerseits durch den die Kopfhöhe bedingenden »Helm«, anderseits durch den Schalenstachel) offenbar vergrößert; oder auch durch Herabsetzung der Gesamtgröße, wobei die relative Körperoberfläche zunimmt. Die Annahme, daß solche zweckmäßigen Veränderungen durch die Temperaturänderungen ausgelöst oder verursacht würden, ist deshalb eine sehr einleuchtende.

Indessen zeigte sich in meinen Kulturen, daß die Temperatur doch nur eine sekundäre Rolle dabei spielt; und ferner, daß die Kopfhöhe durch Veränderungen der inneren Reibung an sich nicht alteriert wird. Ich verwendete zu dieser letzteren Prüfung hauptsächlich Quittenschleim, den die Tiere besser als Zusatz von Glyzerin und von Salzen vertragen. Da das Resultat immer ein negatives war (abgesehen von einer gewissen Degeneration der älteren Kulturen bei zu hoher Konzentration) so lohnt es nicht, diese Versuche im einzelnen wiederzugeben.

<sup>1</sup> Vgl. meine Notiz über die Nahrung der Daphnien in der Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. usw. 1908, Heft 6 I, S. 871–874.

<sup>2</sup> Von seinen zahlreichen Schriften über diesen Gegenstand ist hier besonders wichtig »Exper. Unters. über den Saisonpolymorphismus bei Daphniden« (Arch. f. Entwicklungsmech. 1904).



Steigerung bzw. Herabsetzung der Temperatur dagegen übt, wie WO. OSTWALD ganz richtig beobachtet (nur nicht ganz richtig gedeutet) hat, einen merklichen Einfluß auf die Kopfhöhe aus, ebenso wie auf die Gesamtkörpergröße.

Betrachten wir die letztere als die einfachere Veränderung zuerst. Es zeigte sich, daß die Körpergröße durch Wärme in der Tat herabgesetzt werden kann, aber nur bei gleichbleibender schlechter bis mittlerer Ernährung. Bei gesteigerter Ernährung dagegen, oder auch bei gleichbleibender reicher Ernährung wird die Körpergröße durch Wärme absolut nicht herabgesetzt, sondern erheblich gesteigert.

Der Zusammenhang ist wohl klar: bei höherer Temperatur verbraucht der Körper für seine erhöhte Lebenstätigkeit (Bewegung, Herzschlag, Geschlechtstätigkeit sind sehr deutlich gesteigert) ein größeres Nahrungsquantum, kann daher zum eigenen Aufbau weniger Stoffe verwenden, wenn nur ein beschränktes Nahrungsquantum zur Verfügung steht. Ist dagegen die für unsre Daphnien verwendbare Nahrung im Überfluß vorhanden (die pelagischen Arten vermögen keineswegs, wie man anzunehmen pflegt, allen möglichen Detritus, Bakterien usw. zu verdauen) so bewirkt die mit der Wärme gesteigerte Assimilationstätigkeit auch eine Vergrößerung des Körpers.

Das gleiche gilt nun auch, wie sich in sehr zahlreichen auf diesen wichtigen Punkt gerichteten Experimenten an *Daphnia longispina*, *galeata* und *cucullata* zeigte, für die Kopfhöhe oder den »Helm« der Tiere. Ich will hier auf diese Versuche nicht im einzelnen eingehen und nur mitteilen, daß ich bei niedriger Temperatur, aber reicher *Chlorella*-Ernährung höhere Köpfe erzielte, als bei hoher Temperatur, aber spärlicher Ernährung. Selbst bei wochenlangem Aufenthalt im Thermostaten bei 30° blieben die Köpfe (ebenso wie bei der »natürlichen« Temperaturlage von 18—25°) niedrig, wenn ihnen nicht reichlich Algenfutter zur Verfügung stand; und schon bei 6—10° konnte ich mit reicher Ernährung höhere Köpfe erzielen als die weniger gut genährten 30°-Tiere sie aufweisen. Temperaturen unter 5° und über etwa 32° (für die verschiedenen Biotypen sind die Grenzen verschieden) scheinen den Stoffwechsel allzusehr zu schädigen, außerhalb dieser Grenzen bilden die Tiere »Kümmerformen« oder gehen ein.

Die niedrigen Köpfe, welche alle überwinternden *Daphnia*-Arten von *longispina* bis *cucullata* in der kalten Jahreszeit zeigen (WESENBERG-LUND hat zuerst gezeigt, daß sie dann alle gleich aussehen) sind also einerseits auf verringerte Nahrung, anderseits auf die

Herabsetzung der Assimilationsfähigkeit durch Kälte zurückzuführen; die hohen Helme des Sommers aber werden durch die dann reiche Ernährung, genauer durch die infolgedessen gesteigerte Assimilation verursacht. (Über den außerdem dabei wirksamen inneren Faktor vgl. unten S. 143.)

Das hier angeschnittene Kapitel ist nun ein zu kompliziertes, um im Rahmen dieses Vortrags eingehend behandelt zu werden; was wir hier brauchen, können wir dem Gesagten bereits entnehmen: den wesentlichsten Faktor des »Milieus«, der Lebenslage unsrer Daphnien. Wichtig ist vor allem, daß die Quantitätsunterschiede der Assimilation den Quantitätsunterschieden des geprüften Merkmals Kopfhöhe direkt proportional sind, während sie sich zu einem zweiten Merkmal, der Sexualität (s. S. 144) umgekehrt proportional verhalten.

Methodisch wichtig ist nun, daß der zweite die Assimilationsintensität bestimmende Faktor, die Temperatur, bei den analytischen Experimenten leicht ausgeschaltet werden kann: man braucht nur für gleichmäßige Erwärmung der Kulturen Sorge zu tragen. Da auch die übrigen Beschaffenheiten des »Milieus« der Kulturen: Salz- und Gasgehalt, Volumen, Licht in ausreichender Weise sich gleichmäßig gestalten lassen, so bleibt als einziger variabler äußerer Faktor die Nahrungszufuhr übrig; und diese läßt sich gut dosieren (vgl. Zusatz 1, S. 166).

Bei den Daphnien können wir also als meßbare Ursachen der einzelnen Kopfhöhen die Quantitäten zugeführter Nahrung konstatieren. Von der Qualität können wir absehen, wenn wir nämlich in den verglichenen Kulturen aus derselben Reinkultur von *Chlorella* (oder einer andern Alge) abgemessene Dosen verfüttern<sup>1</sup>.

#### Innere Faktoren.

Wir müssen nun aber außer der Ernährung (und den sekundären Faktoren: Temperatur usw., die wir durch Gleichartigmachen aus den Versuchen eliminieren konnten) noch einen variablen Faktor berücksichtigen, das ist der Einfluß der Generationszahl.

Dieser Faktor ist ein Teil der im übrigen konstant wirkenden

<sup>1</sup> Leider ist das bei zeitlich aufeinander folgenden Versuchen oft nicht möglich; dann macht sich manchmal unangenehm bemerkbar, daß der Nährwert dieser Algen in schwer verständlicher Weise schwankt (vielleicht im Zusammenhang mit ihrer wechselnden Tendenz, im Wasser suspendiert zu bleiben bzw. zu Boden zu sinken). Besonders ist darauf zu achten, daß nicht neben den Nähralgen sich Bakterien oder andre Algen entwickeln, welche oft — wie z. B. die spitzigen Raphidien — den Daphnien unzutraglich sind. In solchen Fällen kann man ganz irreführende Kulturresultate bekommen.

vererbten »Helm-Potenz«, deren Wesen wir deshalb kurz im Zusammenhang betrachten wollen. Wir sahen oben, daß es wesentlich die Assimilationsintensität sei (als Produkt von Nahrung und Temperatur), welche ebenso wie die Umgestaltung der übrigen Körperformen auch die Kopfhöhe bestimmt. Dabei versteht sich ja von selbst, daß dieser besondere Assimilationsprozeß, man könnte sagen: dieser Umsatz der Nahrung in Helm-Substanz von inneren Kräften geleitet wird, welche den eigentlich ausschlaggebenden Faktor darstellen. Das ist die vererbte Potenz einer Helmbildung. Wir können sie uns einmal vorstellen als einen in den Hypodermiszellen der Kopfregion vorhandenen Stoff, besser wohl als eine Stoff-

anordnung, welche auf die Zufuhr gewisser Qualitäten und Quantitäten von assimilierter Nahrung (Blut) durch den Aufbau eines kammartigen Kopffortsatzes von bestimmter Höhe reagiert.

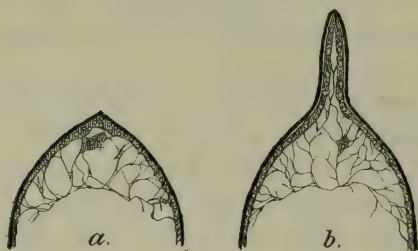


Fig. 6. Zwei Frontalschnitte durch den Scheitel einer *Hyalodaphnia*, etwa in der Ebene der »Längsachse« (Fig. 1) geführt. Chitin schwarz, Hypodermis schraffiert mit weiß gehaltenen Kernen. (Darunter verzweigtes Bindegewebe mit einzelnen großen amöboiden Zellen.)  
a, Helmloses Tier (wie Fig. 5 links);

b, Beginnende Helmbildung.

Da wir uns hier einem wie mir scheint besonders wichtigen Punkt nähern, so wird es gut sein, die morphologischen und physiologischen Komponenten dieser Helmbildung kurz zu betrachten. Die kritische Region des Daphnienkopfes besteht aus einer in der Regel im Vergleich mit dem übrigen Kör-

per verdickten, von Chitin bekleideten Hypodermis, welche, solange kein Helm vorhanden ist, etwa die Form eines Daches hat. Stets (außer bei extrem niedrigen Köpfen) zeigt dieses Dach einen scharfen First; der Kopf ist »gekielt«, sagen die Systematiker.

Die unter diesem First oder Kiel gelegene verdickte Hypodermis ist der Sitz der »Helmpotenz«, deren Natur wir untersuchen wollen. Die Hypodermis kann zeitlebens so kompakt und niedrig bleiben, wie Fig. 6a zeigt; sie kann aber auch zu einem hohen und schmalen Vorsprung auswachsen (Fig. 6b), der dann, mit zartem Chitin bekleidet, von der Seite gesehen die Form eines Helmes vortäuscht. In Wirklichkeit ist der »Helm« eine schmale Lamelle; die jungen Tiere im Brutraum der Mutter pflegen ihn, solange ihr Chitin noch nicht erhärtet ist, bei Raummangel wie eine Schlafmütze nach links oder rechts umgeklappt zu tragen.



Wie kommt nun der Reiz zur Entfaltung an diesen Sitz der Helmpotenz heran? Auf zwei ganz verschiedenen Wegen, je nachdem ob es sich um die Helmbildungszellen eines Embryos oder die eines ausgebildeten Tiers handelt. Denn auch in dem letzteren bleibt dieser Zellkomplex zeitlebens (oder doch wenigstens bis in ein »hohes Alter« von 10—12 Wochen) entfaltungsfähig. Bei jüngeren Tieren tritt die Reaktion naturgemäß weit schneller und vollständiger ein, als bei älteren Exemplaren.

Beim Embryo tritt der Nährstoff, der den Reiz übermittelt, von außen her an die Bildungszellen heran; es ist der Nährsaft im Brutraum der Mutter, denen größere oder geringere Konzentration in erster Linie darüber entscheidet, ob das junge Tier einen hohen oder niedrigen Kopf erhält. Dieser Nährsaft wird bekanntlich von einer besondern Zellschicht am Boden des Brutraums ausgeschieden, die ihrerseits vom Blute des Muttertieres her die nötigen Nährstoffe erhält. — Auch der Gehalt des Embryos an Dottersubstanz scheint indessen bei der Anlage des jugendlichen Helmes mitzuwirken.

Im zweiten Falle, bei der Bildung eines Helmes vor einer Häutung des ausgebildeten Tieres, ist es die Blutflüssigkeit, deren größerer oder geringerer Gehalt an Nährstoffen als regulierender Reiz wirkt. Außerdem dürfte die Tätigkeit von amöboiden Zellen in Betracht kommen, welche sich bei *Hyalodaphnia* und *D. galeata* regelmäßig am Orte der Helmbildung (und ebenso an der Basis des Schalenstachels) in Form einer kleinen Plaque vorfinden. Es sind das wohl (vergrößerte) »Blutzellen«; ihre Tätigkeit kann vorläufig mit der Einwirkung des Blutes überhaupt auf die Helm- bzw. Spinabildung zusammengefaßt werden. Siehe Fig. 7.

Leider sind die Assimilationsprozesse bei diesen Entomotraken noch wenig oder garnicht physiologisch untersucht (vergl. Zusatz 2, S. 168); einiges bekommt man davon dank der vollkommenen Durchsichtigkeit dieser Tiere zu sehen. Gibt man einer bis dahin schwach ernährten Daphnia reichliche Nahrung, so sieht man alsbald charakteristische Veränderungen auftreten. Der Darm wird sogleich mit den Algen gefüllt, und nun kann man die Zeit feststellen, welche bis zum Auftreten der Resorptions-Tröpfchen vergeht, welche alsbald in sämtlichen Darmzellen erscheinen. Darauf folgt eine zunehmende Veränderung der bis dahin absolut unsichtbaren weil wasserklaren Blutflüssigkeit in einen gelblichen, schließlich etwas opak aussehenden Saft. Von diesem Blutsaft wird nun der ganze Körper mit einem reichen Nahrungsstrom versorgt; man sieht in unglaublich kurzer Zeit (bei genügender Temperatur) die vorher beinah unsichtbaren Keimdrüsen anschwellen und den vorher fast völlig fettlos

gewordenen »Fettkörper« mit seinen charakteristischen rötlichen oder violetten Farbtönen wieder auftreten. Ganz analog ist nun auch die Wirkung des angereicherten Blutstroms auf die Helmbildungszellen: das Zellpolster vergrößert sich durch Imbibition und vielleicht auch Vermehrung der Zellen, und bei der nächsten Häutung zeigt sich die Kopfhöhe bereits erheblich vergrößert. Umgekehrt kann man die Kopfhöhe von einer Häutung zur andern durch Nahrungsmangel erheblich herabsetzen, dann sieht man, wie das auch WESENBERG u. a. beschrieben haben, schon geraume Zeit vor der Häutung die neue kleinere Helmanlage in der früheren drinstecken, so daß die beiden Konturen durch einen oft beträchtlichen Zwischenraum (Fig. 7) getrennt sind.

Schließlich konstatiert man, daß in der Tat jedem Nahrungsquantum — bei gegebener Temperatur — eine spezifisch be-

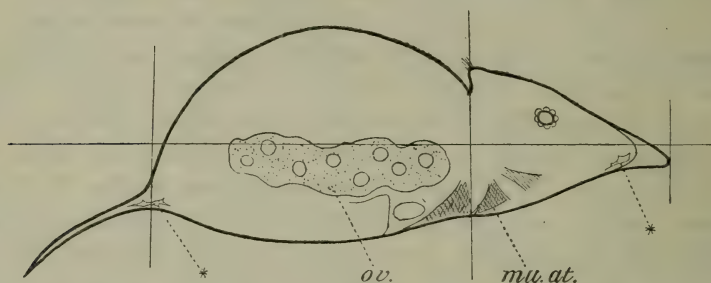


Fig. 7. *Hyalodaphnia*-Q kurz vor der Häutung, bei verminderter Nahrung (Assimilation). Die Kontur des neuen Helmes ist bereits sichtbar, er wird erheblich niedriger als der jetzige sein. Bei \* Plaques von amöboiden Zellen (Blutzellen?), welche bei der Helm- bzw. Spinabildung eine Rolle spielen. ov., Ovarium. (Vgl. auch die Erklärung von Fig. 1.)

stimmte Kopfhöhe entspricht, ganz ebenso wie ihm je eine bestimmte Ausbildungsstufe des Fettkörpers und der Ovarien entspricht. Die Verteilung des verfügbaren Überschusses von resorbierten und im Blut gelösten Stoffen auf diese verschiedenen Regionen oder Organe des Körpers sowie auf die Erhöhung der Energieproduktion (Tempo des Herzschlags und der Schwimmbewegung) unterliegt bestimmten, für jeden Biotypus festgelegten Gesetzen; z. B. besteht eine ausgesprochene Konkurrenz zwischen den Ovarien einerseits und den Helmbildungszellen anderseits. Es hängt von mehreren Faktoren des Assimilationsprozesses (Qualität der Nahrung, Temperatur usw.), ferner von dem speziellen Charakter des betreffenden Biotypus, endlich wesentlich von der Generationszahl ab, ob im einzelnen Falle die Ovarien oder die

Helmbildungszellen in diesem »Kampf« um die Blutstoffe mehr begünstigt sind.

In der »Generationszahl« haben wir einen »cyklisch variablen«, d. h. in bestimmter Aufeinanderfolge schwankenden Teil des inneren Faktors der Helmbildung vor uns. Dieser innere Faktor, die »Helm-potenz« reagiert nämlich in verschiedenen Generationen mit verschiedener Intensität auf die gleichen Milieubedingungen: Nahrung und Temperatur, also auf den Assimilationswert, den wir vorhin als die regulierende Ursache oder den regulierenden Reiz der Helmbildung kennen lernten. Ich beobachtete bei mehreren Formen von *Hyalodaphnia cucullata*, daß bei gleicher Ernährung usw. in den ersten Generationen ein wesentlich geringerer Mittelwert der Kopfhöhe erzielt wird, als bei den späteren Generationen. Bei zwei lokalen Biotypen derselben Spezies konstatierte ich ferner, daß — ebenfalls in gleichem Milieu — in den mittleren Generationen ein höherer Helm erzielt wird als in den späteren.

Dabei ist sehr zu beachten, daß die frühen und die späten Generationen dieser Elementararten normalerweise in den Frühling bzw. in den Herbst fallen, wo sie natürlich im Freien eine weit geringere Assimilationsintensität entwickeln können, als die mittleren Generationen, die im Hochsommer leben. Dann sind ja beide Faktoren der Assimilation, sowohl das zur Verfügung stehende Nahrungsquantum als die Temperatur, wesentlich heraufgesetzt. —

Damit haben wir alle Faktoren der Helmbildung kennen gelernt, einerseits den inneren: die Helmpotenz mit ihrer cyklisch (je nach der Generationszahl) schwankenden Intensität, andererseits die äußeren: in erster Linie die Ernährung, in zweiter die Temperatur, ferner den Gas- und Salzgehalt und andre Eigenschaften des Wassers. Aus all diesen variablen äußeren Faktoren resultiert die stark veränderliche Assimilationsintensität, in welcher wir die eigentliche Ursache der ebenso veränderlichen Helmhöhe kennen lernten. Anders ausgedrückt: die Assimilationsintensität wirkt als ein abgestufter Reiz, der in dem Substrat: Helmbildungszellen eine in ihrer Intensität entsprechend abgestufte Reaktion: die Helmbildung auslöst. Diese Reaktion erfolgt kraft der im Substrat vorhandenen, erblichen, spezifischen Helmpotenz.

#### **b. Wie stellen wir die sämtlichen Phänotypen der Kopfhöhe für eine Elementarart fest und wie stellen wir sie dar?**

Das Wesen, die Entstehungs-, Vererbungs- und Veränderungsweise dieser spezifischen Helmpotenzen wollen wir studieren, um



ein Urteil darüber zu gewinnen, ob die von DE VRIES und JOHANNSEN vertretene Anschauung — Veränderung auch der quantitativen Merkmale nur durch Mutation und ohne Milieubestimmung — zutreffend ist oder nicht.

Wir sind nun durch die Erkenntnis der Helmbildungsfaktoren zunächst einmal in den Stand gesetzt, für jede untersuchte Elementarart die Gesamtheit der möglichen Kopfhöhen in ihrer Abhängigkeit von den jeden einzelnen Phänotypus dieses Merkmals bedingenden (auslösenden, regulierenden) Ursachen festzustellen.

Ohne hier auf die für die verschiedenen Biotypen gefundenen Zahlenreihen im einzelnen einzugehen, wollen wir doch kurz betrachten, wie man eine solche Analyse der Phänotypen-Gesamtheit<sup>1</sup> eines Merkmals durchführt, wie man sie am besten darstellt und was man damit für die Lösung der gestellten Frage gewinnt.

Um auch im übrigen diese allgemeine Darstellung zu vereinfachen, beschränken wir uns darauf, von der auslösenden Ursache (Assimilationsintensität) den Hauptfaktor Nahrungsquantum herauszugreifen und in der abgestuften Wirkung seiner verschiedenen Grade zu untersuchen. Die Nebenfaktoren: Temperatur, Licht und Wasserbeschaffenheit lassen wir beiseite, indem wir nur von solchen Kulturen sprechen, in denen sie gleichmäßig einwirkten und lediglich das Nahrungsquantum verschieden war. (Eine Besprechung derjenigen Kulturen, in denen das Nahrungsquantum gleich ist, aber durch Abstufung der Temperatur usw. die Assimilationsintensität verändert wird, würde nichts prinzipiell Neues bieten, sondern uns auf einem Nebenwege zum gleichen Ziel führen.)

Ferner betrachten wir nur die Veränderung der ♀♀ und lassen die ♂♂ ganz beiseite. — Endlich beschränken wir uns darauf, nur drei verschiedene Grade der Ernährung in ihrer Wirkung zu vergleichen: arme, mittlere und reiche Nahrung.

Demnach ist unsre Aufgabe: für diese drei Nahrungsquantitäten jedesmal den Phänotypus der Kopfhöhe zu eruieren.

Die Nahrungsquantitäten erhalten wir dadurch, daß wir sorgfältig filtriertem Wasser eine bestimmte Dosis von *Chlorella vulgaris* (oder ähnlichen Algen: Palmellaceen, *Kirchneriella lunaris* u. a.) aus einer Reinkultur zusetzen. Bei exakten Versuchen müssen wir diese

<sup>1</sup> »Gesamtphänotypus« eines Merkmals dürfen wir leider nicht sagen, weil JOHANNSEN unter Gesamtphänotypus die Summe aller Merkmale eines Organismus, so wie sich ihre Mittelwerte in einer gegebenen Lebenslage darstellen, versteht.

Nährlösung täglich neu herstellen und die Tiere jedesmal überführen, weil einerseits die Algen sich unter günstigen Umständen rasch im Wasser vermehren, während sie andererseits bei ungünstigen Verhältnissen von den Daphnien rascher verbraucht werden, als sie sich vermehren können. Das Umsetzen läßt sich mit der Pipette oder bei größeren Kulturen mit Hilfe eines kleinen Seidengazefilters, das nur die Krebse zurück hält, (Müllergaze 12 oder 16) leicht und bei einiger Übung auch schnell genug erreichen. So läßt sich also das Nahrungsquantum hinreichend konstant erhalten. Für »arme Ernährung« setzt man nur so viel Algen dem Wasser zu, als nötig sind, um die Tiere nicht nur am Leben, sondern auch bei schwacher Vermehrung (nicht mehr als 1—2 Eier) zu erhalten. Die »reiche Ernährung« ist durch Hinzusetzen von Algen im Überschuß leicht herzustellen, solche »Mastkulturen« erkennt man sofort an der grünlichen Farbe des Wassers. Ist die Ergrünung, also der Nahrungsüberschuß sehr erheblich, so findet man bei manchen Daphnien eine Schädigung (Herabsetzung der Kopfhöhe und der ganzen Vitalität) während andre in dichtem, gelbgrünen Algenwasser sich dauernd wohl fühlen und nur hier das Maximum ihrer Kopfhöhe, Körpergröße, ihres Bewegungstempos usw. erreichen. (Merkwürdigerweise sind auch dies Formen, welche in der Natur in der pelagischen Zone klarer Seen leben, z. B. die *D. longispina* des Lunzer Untersees.) Die »mittlere Ernährung« stellt das mittlere Quantum zwischen den empirisch gefundenen Minimal- und optimalen Quantitäten (»arme« und »reiche« Ernährung) dar. Die richtige Dosierung der Nahrung erfordert ziemliche Aufmerksamkeit; auch die Anzahl von Daphnien, welche in der Kultur leben, ist dabei zu berücksichtigen.

Die Art und Weise, wie man den Phänotypus oder Mittelwert eines Merkmals bei gegebener Lebenslage erkennt, ist bekannt genug: man konstruiert aus einer größeren Anzahl von gemessenen Individuen eine Frequenzkurve (Galtonkurve) oder auch, was in manchen Fällen bequemer ist, ein Distributionsschema und berechnet aus dem einen oder andern den Mittelwert des betreffenden Merkmals.

Dieser Mittelwert bringt zum Ausdruck: die für die betreffende Lebenslage — die ja an sich für sämtliche Individuen in diesen Kulturen identisch ist (vgl. Zusatz I) — »normale« Ernährung der Eier und Embryonen im Muttertier. Die Plus-varianten verdanken ihren höheren Kopf vor allem dem Umstande, daß eine für die Milieustufe abnormal geringe Eizahl zur Ausbildung kam, bei den Minusvarianten ist umgekehrt eine allzu große gleichzeitige Eiproduktion die Hauptursache der Abweichung. Im allgemeinen ist aber die Ei-

produktion gleichaltriger ♀♀ auf gleicher Milieustufe ziemlich konstant. Die mittlere Abweichung (Variabilitätsindex) ist daher in den meisten Fällen nicht bedeutend, doch gibt es hier große Unterschiede und Komplikationen bei den einzelnen Biotypen, die wir aber hier vernachlässigen wollen. Fig. 8 stellt daher nicht einen speziellen Fall dar, sondern ein Schema der Kopfhöhe-Frequenzkurven, wie wir sie bei *Hyalodaphnia* erhalten.

Wir können in dasselbe Koordinatensystem die drei Frequenzkurven der Helmhöhe für arme, mittlere und reiche Ernährung einzeichnen (Fig. 8) und mit ihnen die entsprechenden drei Mittelwerte  $m_1$ ,  $m_2$ ,  $m_3$ , die drei Phänotypen.

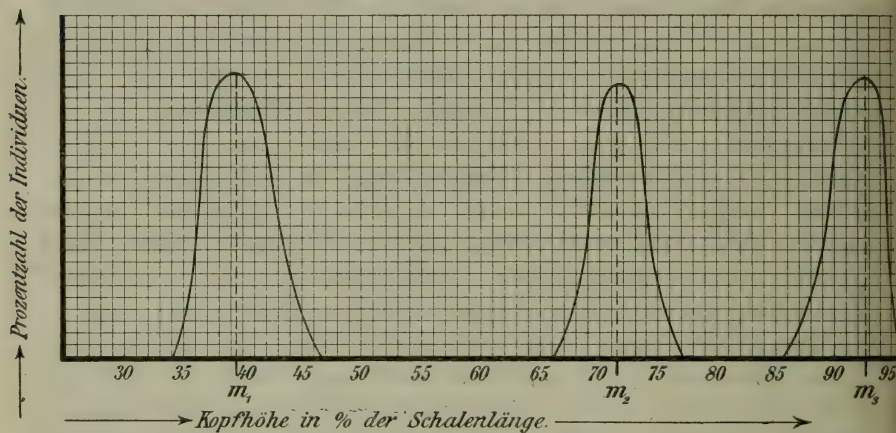


Fig. 8. Halbschematische Darstellung der Frequenzkurven für die relative Kopfhöhe einer *Hyalodaphnia*-Rasse, unter minimalen, mittleren und optimalen Ernährungsbedingungen, mit den zugehörigen Mittelwerten:  $m_1$ ,  $m_2$ ,  $m_3$ .

Übersichtlicher läßt sich die Abhängigkeit der einzelnen Phänotypen von der Lebenslage (Ernährung) durch folgende graphische Darstellung wiedergeben. Ich trage auf der Abszissenachse die Ernährungsquantitäten ein, von links: Null bis rechts: Überschuß an Algen. Als Einheitswert dient entweder 1 cbmm einer von Chlorellen intensiv grün gefärbten Nährlösung oder 1 kleine Platinöse voll Chlorellen aus einer Agarkultur; beide Quantitäten verrührt in einem bestimmten (je nach der Spezies verschiedenen) Wasserquantum. Eine mathematische Genauigkeit der Dosierung ist natürlich ebenso unerreichbar wie unnötig.

Auf dieser Abszissenachse errichte ich in den einzelnen Punkten je eine Ordinate, welche den aus der Frequenzkurve berechneten Mittelwert der Kopfhöhe darstellt, die diesem Punkt (= Nahrungsquantum) entspricht.



Wenn ich die Endpunkte der Ordinaten verbinde, so erhalte ich eine Kurve (Fig. 9, 12), die ich als »Phänotypenkurve« bezeichnen will, und zwar gilt jede der so konstruierten Kurven für eine bestimmte, allen Kulturen gemeinsame Wasserbeschaffenheit (Temperatur usw.)

Wenn ich alle Phänotypen des analysierten Merkmals darstellen will, so muß ich zunächst in mein Koordinatensystem die Phänotypenkurve für alle in Betracht kommenden Temperaturen, oder wenigstens für niedrige, mittlere und hohe Temperatur eintragen. Dadurch würde ich drei Phänotypenkurven desselben Merkmals der gleichen Elementarart erhalten, deren gegenseitiges Lageverhältnis für jeden Biotypus ein etwas andres — erblich fixiertes — ist.

Ferner muß ich bei manchen Elementararten die Phänotypenkurve der ersten, der mittleren und der späten Generationen

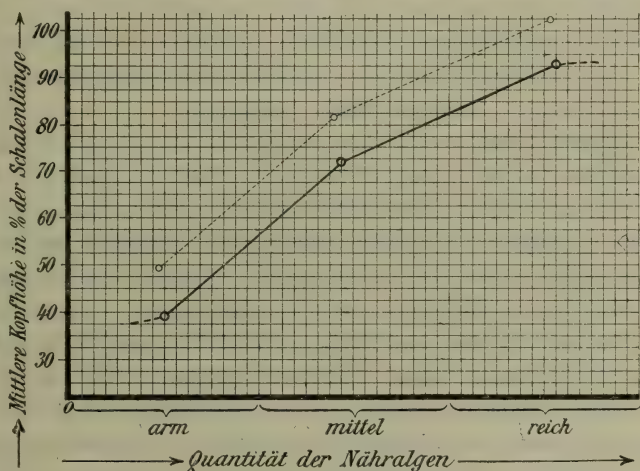


Fig. 9. Die drei Mittelwerte der Fig. 8 als einfachste »Phänotypenkurve« dargestellt (schwarze Linie). Die Versuchstiere gehören einer mittleren Generation an, und werden bei gleichbleibender, mittlerer Temperatur gezüchtet.

(vom Dauerei an gerechnet) unterscheiden. Auch die Form und die gegenseitigen Lagebeziehungen dieser Einzelkurven sind für jede Elementarart erblich fixiert.

Sodann scheinen bei einigen Biotypen die verschiedenen Generationen nicht nur auf das gebotene Nahrungsquantum spezifisch verschieden zu reagieren, sondern auch auf die Temperaturunterschiede bei gleichbleibendem Nahrungsquantum. Es kommen daher für jede Generationsstufe drei Temperaturkurven in Betracht.

Endlich wären eigentlich die Kurven für die Helmhöhe der ♀♀ und die davon oft ganz verschiedenen Helmhöhen der ♂♂ getrennt zu halten. Die ♂♂ zweier Elementararten können sich ganz ver-

schieden in diesem Punkte verhalten, während die ♀♀ große Ähnlichkeit zeigen (z. B. die Kolonien von Frederiksborg und Moritzburg). —

Um indes eine einigermaßen vollständige Darstellung der Phänotypen-Gesetzmäßigkeit zu erzielen, würde es »genügen«, für das eine quantitative Merkmal Kopfhöhe die schon nicht geringe Zahl von 9 Phänotypenkurven in unser Koordinatensystem einzutragen, nämlich für das Verhalten der ♀♀ in den

Anfangsgenerationen	bei	niedriger,	mittlerer	und	hoher	Temperatur,
Mittleren Generationen	»	»	»	»	»	»
Späten	»	»	»	»	»	»

Da nun jeder Phänotypenkurve des analysierten Merkmals die Mittelwerte aus mindestens 3 Frequenzkurven für arme, mittlere, reiche Ernährung zugrunde liegen, so sind für die annähernde Kenntnis der spezifischen Reaktionen dieses einen Merkmals nicht weniger als  $3 \times 9 = 27$  Kulturen und daraus gewonnene Frequenzkurven und mittlere Relationswerte notwendig.

Wir müssen es uns nun hier versagen, auf die Einzelheiten all dieser Relationszahlen einzugehen. Es kommt uns ja hier nur darauf an, das Wesen solcher Quantitativmerkmale im allgemeinen klarzulegen: die spezifische Kopfhöhe einer jeden Elementarart ist durch eine große Zahl von Relationswerten erblich bestimmt.

Auch mit jenen 27 Relationszahlen sind wir von einer erschöpfenden Definierung der spezifischen Helmhöhe und Helmpotenz der geprüften Elementarart noch recht weit entfernt. Einerseits haben wir alle Zwischenwerte zwischen den drei für jeden der Helmbildungsfaktoren ausgewählten Fällen vernachlässigt, anderseits haben wir weitere spezifische Verschiedenheiten sowohl inbezug auf äußere Faktoren: Gas- und Salzgehalt des Wassers usw., als auch inbezug auf innere Gesetzmäßigkeiten, — z. B. Korrelationen der Helmhöhe zur Keimstockausbildung und Entwicklung der Kopfhöhe von Häutung zu Häutung — beiseite gelassen. Und doch stecken auch in diesen Dingen noch viele spezifische Besonderheiten der anscheinend so einfachen Kopfhöhe und ihrer erblichen Anlage.

Wir haben nun durchaus kein Recht, die Kopfhöhe etwa für besonders kompliziert in ihren gesetzmäßigen Beziehungen sowohl zur Außenwelt als zu den andern Organen des eigenen Körpers anzusehen. Vielmehr dürfte die genauere Analyse für jedes quantitative Merkmal eine ähnliche Fülle von spezifischen Relationen ergeben. Die »Helmpotenz« ist lediglich der messenden Analyse zugänglicher als etwa die spezifische Reaktionsintensität der Ovarienanlage oder des Fettkörpers, des Auges usw. (Um wenigstens noch

ein ganz andersartiges Merkmal in seinen spezifischen Relationen zu besprechen, werden wir später (S. 144) auf die »Sexualität« etwas näher eingehen.)

Wir haben nun auch kaum Grund, für andre Organismen eine prinzipiell andre Beschaffenheit der Quantitativmerkmale und ihrer Potenzen zu erwarten. So wird z. B. auch die Länge der Bohnen in JOHANNSENS Biotypen ein Merkmal sein, dessen Potenz (Gen) eine Fülle von spezifischen Relationen zu den Abstufungen der Milieufaktoren enthüllen würde, sobald es uns gelingt, die einzelnen Einflüsse der Lebenslage so wie bei *Daphnia*, vergleichend-analytisch zu prüfen. Auf die qualitativen Merkmale (Färbung usw.) deren spezifische Unterschiede unsern Augen einstweilen so ungeheuer viel einfacher erscheinen, als das hier Beschriebene, will ich nicht eingehen; es ist ja schon von verschiedenen Seiten ausgesprochen worden, daß sie nichts prinzipiell Andres sein können, als die Quantitativeigenschaften und -potenzen. —

Was haben wir nun bisher gewonnen?

Die Erkenntnis, daß irgend ein Quantitativmerkmal in seiner vollen spezifischen Beschaffenheit charakterisiert werden kann nur durch eine große Menge von Relationszahlen (Verhältnis von Reaktionsintensitäten = Eigenschaftsgraden zu Reizintensitäten = Assimilationsgraden.) Die Gesamtheit dieser Relationszahlen läßt sich darstellen nur durch eine Anzahl von Tabellen, oder übersichtlicher durch die von mir zu diesem Zweck eingeführten »Phänotypenkurven«. Die Zahl dieser Kurven würde, wenn wir wirklich sämtliche spezifischen Relationswerte analysieren wollten, von den unsrer kurzen Betrachtung zugrunde gelegten Neun auf beinahe unendlich viele anwachsen. Die in all diesen Kurven dargestellte Gesamtheit der Relationszahlen können wir als die spezifisch-relative **Reaktionsnorm** des analysierten Quantitativmerkmals bezeichnen; und wir können diesen Ausdruck ruhig auch auf diejenige geringe Anzahl von Phänotypenkurven anwenden, auf deren Berechnung wir uns in praxi beschränken müssen. Vielfach werden wir uns sogar damit bescheiden müssen, nur für eine (mittlere) Generation und für eine (mittlere) Temperatur die Phänotypenkurve zu konstruieren. Wir können dann auch von dieser Kurve (Fig. 9) als von der (partiellen) Reaktionsnorm des betreffenden Merkmals sprechen. Weiter dürfen wir aber in unsern Ansprüchen keinesfalls zurückgehen: ein Quantitativmerkmal, das nicht wenigstens für die drei hauptsächlichen Ernährungs-(Assimilations-)stufen in Mittelwerten berechnet ist, kann nicht als bekannte Größe gelten. —



**c. Was können wir über die genotypische Grundlage der spezifischen Kopfhöhe und über die genotypischen Unterschiede dieses Merkmals bei zwei Elementararten eruieren?**

Aus dem Vorhergehenden erhellt, daß wir eine Elementarart nur auf eine Weise wirklich definieren oder diagnostizieren können, nämlich durch die spezifisch-relativen Reaktionsnormen ihrer verschiedenen Merkmale.

An dieser Tatsache interessieren uns hier nun nicht die Konsequenzen für die Systematik der Tiere und Pflanzen, sondern lediglich ihre Tragweite für die Vererbungs- und Artbildungslehre. Wir müssen uns an zwei unzweifelhafte und alltägliche Wahrheiten erinnern, um diese Tragweite kennen zu lernen. Erstens an den Satz: alles was an einer Art oder Elementarart spezifisch ist, d. h. sie von andern Biotypen unterscheidet, muß in den Keimzellen auf die nächste Generation vererbt werden. Zweitens: Eine neue Art oder Elementarart entsteht dadurch, daß irgend eine spezifische Eigenschaft sich erblich verändert.

Der »Genotypus« (die genotyp. Grundlage) eines Quantitativmerkmals ist die vererbte Reaktionsnorm.

Aus jenen beiden Sätzen folgt für unsre *Daphnia*-Arten ganz unzweifelhaft Folgendes:

1. Die gesamte Reaktionsnorm mit all ihren zahllosen spezifischen Relationen wird als Helmanlage vererbt. Demnach ist die »genotypische Grundlage« oder der »Genotypus« oder auch das »Gen« (alles Termini von JOHANNSEN, über deren Zweckmäßigkeit wir hier nicht sprechen wollen) der Helmbildung gleichbedeutend mit der Reaktionsnorm, wie wir sie definiert haben.

2. Die Biotypen von *Daphnia* entstehen und sind entstanden durch erbliche Veränderungen in der Reaktionsnorm ihrer Helmhöhe und ihrer andern Merkmale. Auf diese Reaktionsnorm bezieht sich nun also die Streitfrage, von der wir ausgingen: Wird sie nur durch Mutation und ohne Milieubestimmung verändert? Oder wird sie kontinuierlich und durch Einwirkung des veränderten Milieus erblich modifiziert?

Eine sprungartige Veränderung der Helmbildung können wir uns (wenn sie wirklich etwas prinzipiell andres als eine gewöhnliche, kontinuierliche Variation sein soll) nur so vorstellen, daß bei gleichen Milieubedingungen, also vor allem gleicher Ernährung die Kopfhöhe um einen Betrag herauf- oder herabgesetzt erschiene, der die Grenzen der durch Embryoernährung verursachten, also in die Frequenzkurve

fallenden Variation überschritte. Solche Veränderungen können ja in der Tat vorkommen; ich habe sie für die Rostrumlänge einer *Daphnia longispina* selbst beobachtet (Fig. 10). Solche Mutationen machen sich dann naturgemäß in allen Lebenslagen durch annähernd die gleiche Differenz ihres Mittelwertes von dem der Stammform geltend. Ein Vergleich der für beide konstruierten Phänotypenkurven entspricht etwa dem Bilde der Fig. 11. (Wir können uns im folgenden darauf beschränken, die in der Phänotypenkurve ausgedrückte Reaktionsnorm für eine mittlere Generation und eine mittlere Temperatur ins Auge zu fassen.) Für den durch dieses Bild repräsentierten Fall gelten beide Aussagen der Mutationslehre: Die Differenz der beiden Biotypen ist 1. sprunghaft (auch die von mir beobachtete, nach Art der DE VRIESschen Halbrassen erbliche Rostrumverlängerung tritt ohne Übergänge auf), 2. nicht vom Milieu bestimmt (denn der Unterschied zeigt sich in allen Milieugraden gleichmäßig entwickelt, kann also von keinem Milieugrad bedingt, sondern höchstens durch eine extreme Milieu- und Stoffwechseländerung ausgelöst sein).

Das Vorkommen typischer Mutationen kann also für unsre Daphnien ebensowenig geleugnet werden wie es für höhere Pflanzen (DE VRIES u. a.), Käfer (TOWER), Wirbeltiere (ARENANDER u. a.) geleugnet wird.

Die Frage ist nur, ob den Mutationen eine allgemeine, ja eine ausschließliche Rolle bei der Artveränderung zufällt. Und diese Frage kann, wie mir scheint, an Hand der quantitativen Daphnidenmerkmale mit aller Bestimmtheit verneint werden.

Um zunächst bei der Helmhöhe zu bleiben, so müßten deren Phänotypenkurven bei zwei Elementararten (die sich durch ihren sonstigen Bau als nahverwandt erweisen) ein gegenseitiges Verhalten etwa wie in Fig. 11 zeigen, wenn sie durch Mutation entstanden wären. Es müßte also in jeder Lebenslage eine erhebliche und vor allem ungefähr gleichbleibende Differenz vorhanden sein.

Daß auch JOHANNSEN ein derartiges Verhalten für seine Biotypen

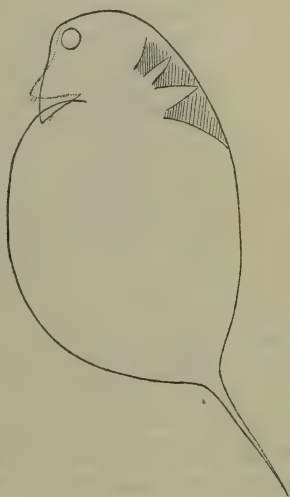


Fig. 10. Eine erbliche, sprunghaft auftretende Variante der Rostrumlänge von *Daphnia longispina* (Lunz, Untersee). Die ursprüngliche Kontur des Rostrums ist punktiert eingezeichnet.

annimmt, geht daraus hervor, daß er diejenige Differenz, welche zwei Phänotypen eines Merkmals in irgend einer gemeinsamen Lebenslage zeigen, als den genotypischen (durch Mutation entstandenen) Unterschied, also als den Unterschied zwischen den Genotypen dieser Elementararten bezeichnet. Da nun diese Genotypen in jeder Lebens-

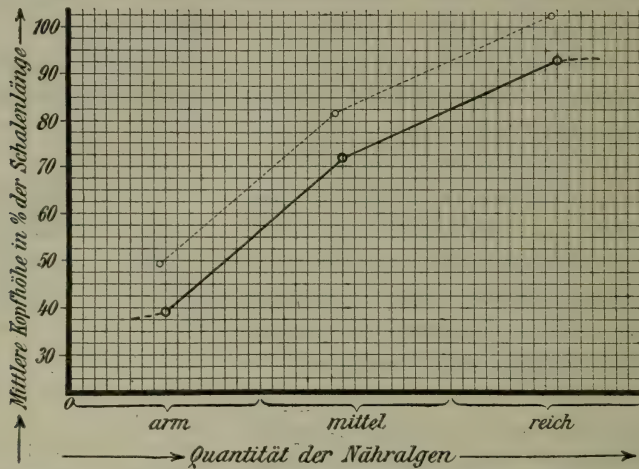


Fig. 11. Lageverhältnisse der Phänotypenkurven eines Merkmals bei zwei durch Mutation verschieden gewordenen Elementararten. Schematisch.

lage gleichbleibende feste Größen sind, muß auch der sichtbar werdende Unterschied einen gleichbleibenden Wert haben, so wie es Fig. 11 darstellt.

Die Anfänge genotypischer Verschiedenheit: partiell verschiedene Reaktionsnorm. — Natürliche Übergänge.

Bei meiner Suche nach möglichst geringen aber erblichen Unterschieden von *Hyalodaphnia*-Lokalrassen (einer Suche also nach den Anfängen der Artdivergenz dieser Tiere) fand ich nun Differenzen der Reaktionsnorm, Lageverhältnisse der Phänotypenkurven, welche ganz und gar nicht in das obige für Mutation geltende Schema passen.

Fig. 12 stellt die Phänotypenkurven von drei Lokalformen von *Hyalodaphnia cucullata* dar, sämtlich für mittlere Generationen und mittlere Temperatur (18°—20° C.) konstruiert. Die zugehörigen Tiere selbst sehen sich, von der Kopfhöhe abgesehen, so sehr gleich, daß ich selbst in Gefahr kommen könnte sie zu verwechseln, wenn nicht durch gewisse Lebensbedingungen die Unterschiede jederzeit deutlich zum Vorschein gebracht werden könnten.

Es zeigte sich zunächst, daß die Phänotypen der Kopfhöhe für niedrige Ernährungsgrade alle drei fast identisch sind (runde,



niedrige Köpfe), während sie für mittlere Ernährung eine starke Verschiedenheit aufweisen. Die eine Elementarart (Lokalität Moritzburg, ähnlich verhalten sich die H. vom Trentsee<sup>1</sup> und Frederiksborgers See) bekommt schon bei mittlerer Ernährung einen hohen Kopf, während bei gleichem Algenquantum der Helm der zweiten Elementarart (von Borsdorf) niedrig bleibt und der Kopf der dritten (von Kospuden) gar keinen Helm aufsetzt.

Weiter: der Kopf der letztgenannten Form wird auch bei reicher Ernährung nur wenig erhöht, während die Moritzburger und die

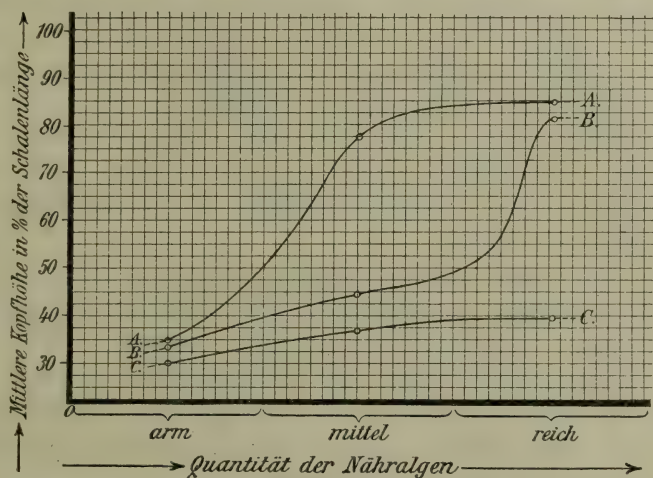


Fig. 12. Lageverhältnisse der Phänotypenkurven für die relative Kopfhöhe bei drei Elementararten von *Hyalodaphnia cucullata* (♀♂). A, Lokalart des Moritzburger Großteiches; B, desgleichen von Borsdorf; C, desgleichen von Kospuden. Alle Kurven für mittlere Generationen und mittlere, gleichbleibende Temperatur.

Borsdorfer Art bei günstigster Ernährung annähernd gleich hohe Helme ausbilden.

Diese beiden Biotypen zeigen also sowohl bei geringer als bei hoher Assimilationsintensität annähernd einander gleiche Formen, während sie auf mittlere Intensitäten durch ganz verschiedene Helmausbildung reagieren.

Dieses Verhalten der Phänotypenkurven steht zu dem für Mutationen angegebenen (Fig. 11) in einem charakteristischen Gegensatz: der bei ihnen obwaltende quantitative Unterschied ist zwar auch ein genotypischer, erblich fixierter, aber er ist sicherlich nicht sprunghaft und nicht vom Milieu unabhängig entstanden, denn er zeigt erstens

<sup>1</sup> Das lebende Material aus dem Trentsee verdanke ich der Freundlichkeit von Prof. ZACHARIAS (Plön).

alle Übergänge von starker Divergenz (bei mittlerem Nahrungsquantum) bis zum fast völligen Fehlen eines Unterschiedes (in schwacher und starker Ernährung). Es kann sich dabei also auch nicht um einen einheitlich normierten Unterschied zwischen zwei festen Genotypuswerten handeln, weil die Differenz je nach Milieu von Null bis zur vollen Ausbildung schwankt, also keineswegs eine feste einheitliche Größe ist. Endlich ist diese Differenz, ebenso wie sie heute nur durch bestimmte Milieuverhältnisse veranlaßt wird, sicherlich auch von diesen Milieufaktoren verursacht worden (vgl. Zusatz Nr. 3).

Das was den Unterschieden dieser Elementararten zugrundeliegt, können wir als »partielle Veränderung der Reaktionsnorm« bezeichnen; solche sind nun nicht nur für die spezifische Kopfhöhe, sondern auch für die andern Quantitativmerkmale unsrer Daphniden verantwortlich zu machen, und ich glaube, daß wir ihnen häufig genug im Tier- und Pflanzenreich begegnen würden, wenn wir die Phänotypenkurven nahverwandter Biotypen in der hier angegebenen Weise vergleichen würden.

In den bisher betrachteten Versuchen handelt es sich um Schwankungen der Kopfhöhe, welche auch in der natürlichen Cyklomorphose der verglichenen Hyalodaphnien alljährlich auftreten. Wir können also mit vollstem Recht sagen, daß die Kopfformen dieser drei Biotypen transgressiv, und zwar durch »natürliche Übergänge« verbunden sind, unbeschadet der für jede Elementarart spezifischen Reaktionsnorm des geprüften Merkmals.

Der Nachweis, daß die Daphnien-Lokalformen durch kontinuierliche, milieubestimmte Veränderung entstanden sind, läßt sich noch auf mehrere andre Weisen führen. Zunächst durch das genauere Studium der in Kulturen erzielten künstlichen Übergangsformen.

#### Künstliche Übergänge, im Einklang mit den natürlichen Milieuverhältnissen.

In meinem vorjährigen Vortrag konnte ich für die Kopfhöhe, Spinalänge, sowie für den »Spinawinkel« und »Stirnwinkel« zweier lokaler Elementararten von *Daphnia longispina* (Fig. 13) zeigen, daß die beiden Biotypen zwar durch Vertauschung der natürlichen Milieubedingungen nicht ausgeglichen werden, wohl aber durch Anwendung einer übertriebenen vertauschten Lebenslage. Das heißt: die Untersee-*Daphnia* lebt in der Natur bei spärlicher, die Obersee-*Daphnia* bei erheblich reicherer Ernährung. Gebe ich nun der Untersee-*Daphnia* eine übermäßig reiche Nahrung, so wird sie der Obersee-Form angenähert, und gebe ich der letzteren eine über-

trieben arme Nahrung (lasse ich sie also hungern), so wird sie der Untersee-*Daphnia* ähnlich.

Auf diesem Wege läßt sich zwischen den beiden Elementararten eine kontinuierliche Reihe von Übergängen in bezug auf die einzelnen Merkmale herstellen. Diese Übergänge zeigen 1., daß die Merkmale der beiden Arten nicht diskontinuierlich, durch Mutation, verschieden geworden sind, und 2. daß dieses Verschiedenwerden eine Funktion

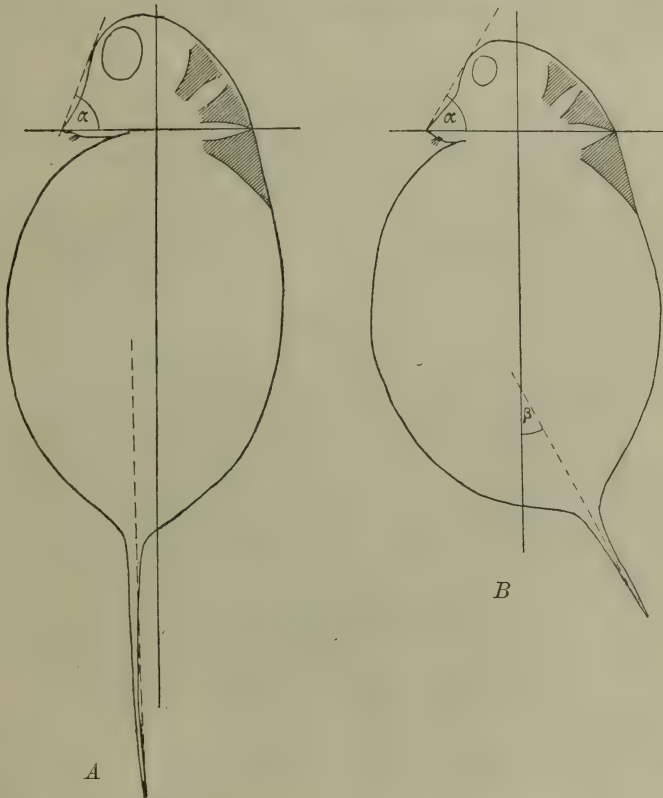


Fig. 13. Die beiden Elementararten von *Daphnia longispina* aus dem Obersee (A) und Untersee (B) bei Lunz. (Vgl. die Erklärung von Fig. 2.)

der Milieubesonderheiten gewesen sein muß. Durch andauernd reiche bzw. arme Ernährung ist im Obersee eine natürliche »Mastform«, im Untersee eine natürliche »Hungerform« entstanden. Beide Formen sind heute soweit erblich fixiert, daß sie unter gleichen Milieubedingungen ihre Differenz völlig wahren, und selbst unter vertauschten, solange es sich um natürliche Milieuverhältnisse handelt, d. h. um solche, die am »Standort« der beiden Biotypen vorkommen.



(Es sind also keinesfalls »Standortsmodifikationen«, da sie sonst schon bei Gleichheit des Milieus gleich werden müßten.)

Nur wenn wir die Reaktion der Merkmalsanlagen auf übertriebene (nicht in der Natur dargebotene) Milieureize prüfen, dann finden wir eine weitgehende Ähnlichkeit der Reaktionsintensität. Vergleichen wir also die »Phänotypenkurven«, z. B. der Kopfhöhe beider Elementararten, so ergibt sich ein ähnliches Bild, wie wir es bei den »natürlichen« Milieukurven *A* und *B* von *Hyalodaphnia* sahen (Fig. 12): Starke Differenz in den mittleren Milieulagen, Gleichheit in den Milieuextremen.

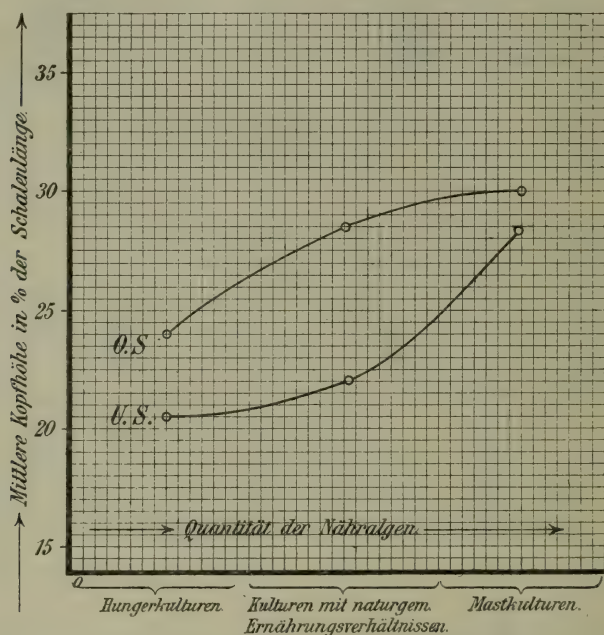


Fig. 14. Phänotypenkurve der relativen Kopfhöhe für die beiden in Fig. 13 dargestellten Elementararten.

Um das Verhalten der besprochenen *Daphnia longispina*-Biotypen anschaulich zu machen, habe ich hier (anstatt der im vorjährigen Vortrag demonstrierten Distributionskurven) auf Grund der Frequenzkurven zum besseren Vergleich mit den *Hyalodaphnia*-Befunden die »Phänotypenkurven« konstruiert (Fig. 14). Ich glaube, die Zweckmäßigkeit der letzteren tritt dabei deutlich hervor.

Der hier besprochene Fall mag als Beispiel solcher Fälle genügen, wo wir zwar nicht mehr »natürliche Übergänge« finden, wie bei den Daphnien der Kurven *A* und *B* (Fig. 12), wo aber doch noch »künst-

liche Übergänge« durch Übertreibung der natürlichen Milieudifferenz hergestellt werden können.

Den letzteren Fall könnten wir dann als die zweite Stufe der Biotypendivergenz bezeichnen (Kurve *A* und *B* als erste Stufe). Ein dritter Grad der Divergenz würde ferner in den von Kurve *A* und *C* repräsentierten Fällen erreicht sein. Hier ist die Reaktionsnorm der Kopfhöhe durchgehend verschieden, während sie in den beiden ersten Fällen nur erst partiell verschieden ist. — Wir werden kaum in der Annahme fehlgehen, daß die zeitliche Aufeinanderfolge der Divergenzstadien zweier Biotypen dem hier gegebenen Schema in der Regel entspricht, wenigstens soweit es sich um quantitative Differenzen handelt. Als Vorstadium unsrer ersten Divergenzstufe (Kurve *A* und *B*) hätten wir schließlich bloße Standortsmodifikationen anzusehen, deren Phänotypenkurven natürlich noch identisch sind.

Reaktionsunterschiede der verschiedenen Generationen im Einklang mit den natürlichen Milieuverhältnissen.

Endlich sei in diesem Zusammenhange daran erinnert, daß bei einigen Elementararten die Reaktionsnorm für verschiedene Generationen verschieden ist, so daß wir in unsrer kurzen analytischen Darstellung (S. 134) die Phänotypenkurve für frühe, mittlere und späte Generationen unterscheiden mußten.

Diese Tatsache ist schon an und für sich ein weiterer Beleg dafür, daß die Helmhöhepotenz nicht als eine einheitliche Zahlengröße angesehen werden kann, welche sprungartiger Veränderungen fähig ist. Auch sind in diesen Generationsverschiedenheiten noch weitere Übergänge zu dem Verhalten anderer Biotypen enthalten, doch bedürfen wir keiner Übergänge mehr, um diese Biotypen als kontinuierlich, nicht sprungartig verschieden zu erkennen.

Aber etwas anderes sehen wir sehr deutlich im Verhalten der Generationsfolgen: Die ersten Generationen nach dem Dauerei produzieren heute bei gleicher Nahrung einen niedrigeren Kopf als die mittleren Generationen; das läßt sich in den Kulturen, welche uns ja die Zufuhr beliebiger und gleicher Nahrungsquanten erlauben, unzweifelhaft erkennen. Für dieses Verhalten können wir nun kaum eine andre Erklärung finden, als daß die im März-April-Mai ausschlüpfenden Generationen ursprünglich und normalerweise in ihrem Gewässer eine arme Ernährung finden, sicherlich eine weit ärmere, als die später im Juli-August-September geborenen Tiere. Diese regelmäßig ärmere Ernährung der ersten Generationen scheint nun ihre Spur in der Gesamtpotenz der Helmhöhe ebenso zurückgelassen zu haben, wie es die im Ganzen ärmere Ernährung der

Unterseekolonie getan hat. Resultat in beiden Fällen: eine erblich fixierte Verringerung oder Erschwerung der Helmbildung in denjenigen Generationen bzw. denjenigen Lokalrassen, bei welchen die zur Helmbildung führende Reaktion seit langem außer Gebrauch gekommen ist.

Bei dieser Deutung gehen wir von der Voraussetzung aus, daß die höheren Köpfe in diesen Spezialfällen das Ursprünglichere sind. Wir können aber auch grade so gut annehmen, daß die regelmäßig reichere Ernährung der Sommergenerationen bzw. der reicher dotierten Kolonien allmählich bewirkt hat, daß in diesen Generationen oder Kolonien die Helmbildungsreaktion mit größerer Intensität und größerer Leichtigkeit vonstatten geht. Für unsre theoretische Betrachtung ist das Resultat dasselbe: die dauernde Einwirkung einer bestimmten Milieustufe hat die entsprechende Reaktionsstufe allmählich erblich befestigt. (Vgl. Zusatz III.)

Auch die späten, normalerweise in den Herbst fallenden Generationen einiger Lokalrassen zeigen die Abnahme der Helmbildungsfähigkeit gegenüber der mittleren Generationen nicht nur im Freien, sondern wiederum auch in meinen Kulturen bei gleicher Ernährung. Doch liegen hier die Verhältnisse noch komplizierter als bei den Frühjahrstieren, ohne für den hier verfolgten Gedankengang etwas Neues zu ergeben. Ich lasse sie daher beiseite; auch würde ich sonst auf einen besonders schwierigen und auch von mir noch nicht hinreichend analysierten Punkt eingehen müssen, auf die Korrelation zwischen Sexualität und Kopfhöhe.

## II. Analyse der phänotypischen und genotypischen Unterschiede des Quantitativmerkmals »Sexualität«.

### a. Feststellung und quantitative Bestimmung; Ursache der Unterschiede.

Unter Sexualität verstehen wir hier die Tendenz eines Tieres, sich geschlechtlich (»größere Sexualität«) anstatt parthenogenetisch fortzupflanzen (»herabgesetzte Sexualität«). Die geschlechtliche Tendenz äußert sich in der Produktion von ♂♂ oder von Ephippien tragenden, d. h. befruchtungsbedürftige Eier ausbildenden ♀♀. Beiderlei Betätigungen der sexuellen Tendenz wollen wir der Kürze wegen zusammen betrachten. Ihnen steht als asexuelle Tendenz die Produktion von weiblichen Subitaneiern gegenüber. (Die Produktion von Subitaneiern an sich sagt noch nichts über die Sexualität aus; es können ja auch ♂♂ aus diesen Eiern ausschlüpfen.)



Die Sexualität eines einzelnen Tieres (♀) läßt sich also stets an seiner Nachkommenschaft erkennen, außerdem kommt noch die mehr oder weniger ausgebildete Anlage des Latenzeies oder »Wintereies« im Ovarium als Kriterium in Betracht. Meistens genügt es uns, um die Sexualität einer Population, einer Generation, eines Wurfes zu »messen«, wenn wir wissen, wieviel junge ♂♂ und wieviel Latenzeier sich unter der geprüften Anzahl befinden und wieviel junge ♀♀ anderseits auf parthenogenetischem Wege entstehen. Daraus läßt sich dann ein bestimmter Zahlenwert gewinnen, z. B. »Sexualität« = 100 % (d. h. nur ♂♂ und Ephippien) oder = 50 %, = 10 % (d. h. die Hälfte bzw. 90 % der Kultur sind parthenogenetisch entstandene ♀♀).

So ist also die Sexualität unsrer Daphnien eine ebenso meßbare, quantitativ bestimmbare Eigenschaft wie die Kopfhöhe, Spinalänge, Eiproduktion, Bewegungs- und Herzschlagsgeschwindigkeit, Phototaxis usw. Da sich nun weiterhin konstatieren läßt, daß dieses Merkmal ganz ähnlich wie etwa die Kopfhöhe durch die Ernährungsverhältnisse beeinflußt wird, so ist es verständlich, daß wir auch in diesem Punkte die Elementararten in ganz analoger Weise differieren sehen; so zwar, daß wir die Sexualitätsunterschiede grade so gut zur Stütze unsrer Auffassung von der Natur der Artunterschiede verwenden können, wie die im vorigen Abschnitt behandelten Helmbildungen. Auch die Sexualitätsdifferenzen der Biotypen erweisen sich als kontinuierlich entstanden und als milieubestimmt.

Unsre Analyse dieses Merkmals kann denselben Weg einschlagen, wie die der »Helmhöhe«, wir prüfen also zunächst die geringsten natürlichen Artunterschiede und -übergänge, dann die »künstlichen« Übergänge und endlich das Verhalten der verschiedenen Generationen.

Vorher noch würden wir auch hier für jede einzelne Elementarart die Phänotypenkurven festzustellen, also anzugeben haben, mit welchem Sexualitätsgrade die betreffende Art auf die einzelnen Milieugrade (Ernährung, Temperatur) reagiert. Wir begnügen uns aber für heute mit der Konstatierung, daß die Reaktionsnorm auch dieses Merkmals für jede Elementarart verschieden ist, mit andern Worten: das Nahrungsquantum, welches einer Kultur (bestimmter Generation) zugefügt werden muß, um z. B. 50 % Parthenogenese zu erzielen, ist für jede erblich fixierte Lokalrasse ein andres. Wir erhalten also für jede Elementarart eine besondere Phänotypenkurve, die der spezifischen Reaktionsnorm dieses Merkmals entspricht.

**b. Anfänge genotypischer Verschiedenheit; natürliche Übergänge.**

Suchen wir nun nach den geringsten erblichen Unterschieden, also nach dem Beginn der Divergenz, so finden wir auch in bezug auf dieses Merkmal Formen, welche sich auf niedern und hohen Milieugraden (bei schwacher und reicher Ernährung) nicht unterscheiden, während sie auf mittlere Nahrungszufuhr verschieden reagieren. Solche Arten zeigen also in ihrer Sexualität alle möglichen »natürlichen Übergänge«.

Zum Vergleich wählt man am besten Tiere aus, welche mittleren Generationen zweier Biotypen angehören, da die frühen und die späteren Generationen oft weniger deutliche Reaktionsunterschiede zeigen. (Die frühen sind in sehr vielen Fällen rein asexuell, die späten in hohem Maße sexuell.) Bei diesen mittleren Generationen findet man, daß die eine Elementarart auf mittlere Ernährung mit 50 %, die andre mit 75 %, die dritte bereits mit 100 % Sexualität reagiert, während alle drei Biotypen auf Unterernährung mit voller Sexualität, auf Überernährung mit überwiegender parthenogenetischer ♀♀-Produktion antworten. Die Kurvenbilder entsprechen also ganz den für die Helmhöhe gegebenen (Fig. 12); sie sind nur durch die stärkeren Generationsunterschiede wesentlich komplizierter und sollen deshalb hier nicht näher besprochen werden.

**c. Künstliche Übergänge, im Einklang mit den natürlichen Milieuverhältnissen.**

Ebenso finden wir auch für dieses Merkmal »Divergenzen der zweiten Stufe« (S. 143), d. h. Elementararten, welche zwar unter natürlichen Milieuverhältnissen sich durchweg verschieden verhalten, aber z. B. durch übertriebene Ernährung der einen Art doch noch zu »künstlichen Übergängen« veranlaßt werden können.

Ich möchte wenigstens ein Beispiel anführen, das einen künstlichen Übergang zwischen zwei eigentlich extrem verschiedenen Fällen darstellt. In einigen Almtümpeln bei Lunz (in etwa 1600—1800 m Höhenlage) lebt eine *Daphnia pulex (obtusa)*, welche einen kurzen, scharf ausgeprägten Zyklus aufweist. Die Tiere entstehen aus den Dauereiern etwa im Mai—Juni, produzieren dann große Mengen von parthenogenetischen ♀♀, um aber bereits im August—September zu rein sexueller Fortpflanzung überzugehen; wobei als äußerer Reiz für diese Veränderung die Abnahme an Nährmaterial betrachtet werden muß, welche die Daphnien durch die Übervölkerung der Tümpel selbst verursachen. Im Frühherbst sind dann nur noch Ephippien mit Dauereiern vorhanden, die nun etwa 8 Monate lang unter Eis und Schnee liegen bleiben.

Grade diese *Daphnia* nun konnte ich durch gleichmäßig auf der Höhe gehaltene Assimilation (reiche Ernährung und mittlere bis hohe Temperatur) dazu bringen, sich über ein Jahr lang rein parthenogenetisch, ohne daß in diesen Kulturen ein einziges ♂ oder Ephippium auftrat, zu halten; und auch dann ging die Kultur nur durch einen Unglücksfall zugrunde. Meine neuen Kulturen sind 8 Monate alt und zeigen bisher ganz dieselbe Erscheinung. (Die Konsequenzen, welche sich aus diesen Beobachtungen für das jetzt so viel diskutierte Sexualitätsproblem ergeben, gehören nicht in die Linie dieses Vortrages. Vgl. Zusatz 4.)

Durch meine Kulturen wird ein künstlicher Übergang zwischen den Sexualverhältnissen dieser Hochgebirgsformen und der azyklischen Vermehrung vieler Seencladoceren hergestellt, welcher wieder beweist, daß solche Unterschiede, selbst wenn sie so groß sind wie in diesem Falle, nicht sprungartig entstanden sein können. Daß sie milieubestimmt sind, liegt in diesem Fall auf der Hand; wir können auch hier, wie bei der Kopfhöhe (S. 140) erkennen, daß es die gleichen Milieufaktoren sind (dauernd reichliche Ernährung), welche einerseits die azyklischen Kolonien, anderseits unsre künstlich azyklischen Kulturen bedingen.

#### d. Reaktionsunterschiede der Generationen, im Einklang mit den natürlichen Milieuverhältnissen.

Die Generationsunterschiede, welche auch bei gleichbleibender Lebenslage die Sexualtendenz aufweist, sind weit auffälliger, aber auch wesentlich komplizierter als die analogen Unterschiede in der Reaktionsintensität andrer Quantitativmerkmale, z. B. der Kopfhöhe (S. 143).

Verschiedene Formen der zyklisch schwankenden, sexuellen Reaktionsnorm (spezifische »Generationsfolgen«).

Wenn wir eine größere Zahl von *Daphnia*-Lokalformen aus recht verschiedenartigen Örtlichkeiten ab ephippio kultivieren und für Gleichmäßigbleiben der Milieubedingungen Sorge tragen, so sehen wir die aufeinanderfolgenden Generationen sich in bezug auf ihre Sexualzahlen bei jeder Elementarart etwas anders verhalten; wir konstatieren für jede eine spezifische »Generationsfolge« der Sexualität.

Doch können wir alsbald eine Anzahl von Kategorien unterscheiden, welche allerdings durch alle möglichen Übergänge miteinander verbunden sind.

Erste Kategorie: a) Die Sexualität steigt rasch im Verlauf weniger (1—2—3) Generationen von 0% auf 100% und wird dann



obligatorisch, d. h. wird unter allen Milieuverhältnissen alleinherrschend.

b) Die Sexualität steigt ebenso rasch an, bleibt aber fakultativ und partiell, d. h. kann durch reiche Ernährung zugunsten der Parthenogenese eingedämmt werden (in verschiedenem Umfange).

Zweite Kategorie: a) Die Sexualität steigt allmählich, im Verlauf zahlreicher (10 und mehr) Generationen von 0% auf 100% und wird schließlich obligatorisch (Fig. 15).

b) Desgleichen; nur bleibt die Sexualität stets fakultativ und partiell (in verschiedenem Prozentsatz).

Dritte Kategorie: a) Die Sexualität steigt zunächst rasch an, ohne aber alleinherrschend zu werden; die Nachkommen der in der Parthenogenese verharrenden oder zu ihr zurückkehrenden ♀♀ sind zunächst ganz asexuell; dann nimmt allmählich die Sexualität wieder zu, bis nach 6–12 Generationen abermals absolute und obligatorische Sexualität erreicht wird.

b) Desgleichen; nur bleibt auch die zweite Sexualperiode fakultativ und partiell.

Vierte Kategorie: Alle Generationen sind obligatorisch parthenogenetisch, d. h. auch bei geringer Assimilation wird keine Sexualität ausgelöst. (Diese Kulturen können wir daher auch nicht mit dem Ephippium bzw. Dauerei beginnen lassen.)

Es würde nun für unsern heutigen Zweck viel zu weit führen, wenn wir alle diese Kategorien im einzelnen betrachten wollten. Was wir daran zu zeigen wünschen, ist ja wiederum nur dieses: Die Sexualität ist ein Quantitativmerkmal, das seine genotypische Prägung nicht sprunghaft gewonnen haben bzw. geändert haben kann. Und zweitens: Dieses Merkmal muß alle seine spezifischen Ausprägungen unter dem (direkten oder indirekten) Einfluß der Milieuverhältnisse erhalten haben.

Beides ging schon aus der Betrachtung der ursächlichen Bedingtheit, sowie der natürlichen und künstlichen Übergänge hervor, welche dieses Merkmal aufweist (S. 145–147); und beides läßt sich auch aus den verschiedenartigen sexuellen »Generationsfolgen« und ihren natürlichen Ursachen mit Sicherheit entnehmen.

Betrachten wir nun einige typische Fälle, zunächst den in Fig. 15 wiedergegebenen, der zur obigen Kategorie IIa gehört und bei vielen sogenannten »monozyklischen« Daphniden annähernd so verwirklicht ist. Es handelt sich dabei um eine bei Borsdorf gefundene Rasse von *Hyalodaphnia cucullata*.

Die Verschiebung der Reaktionskurven oder Phänotypuskurven

von einer Generation zur andern ist hier folgende: In der ersten, aus Dauereiern gewonnenen Generation haben wir auf allen Ernährungsstufen Parthenogenese; die Zahl der gebildeten Subitaneier kann zwar durch Hunger bis auf 0 zurückgedrängt werden, aber ohne daß Bildung von ♂♂ und Ephippien (Dauereiern) an ihre Stelle träte. Diese letztere Reaktion: Sexualität infolge von geringer Assimilation, tritt jedoch in den folgenden Generationen in immer wachsendem Umfange ein, d. h. es ist eine immer höhere Ernährung nötig, um in den folgenden Generationen die Parthenogenese aufrecht zu erhalten. In den mittleren Generationen sehen wir bei mittlerer Ernährung eine Sexualität von etwa 50%, aber noch reine Parthenogenese bei reicher Ernährung. Weiterhin ist

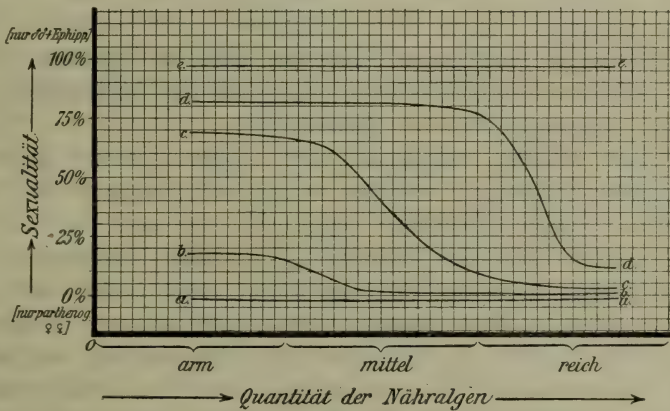


Fig. 15. Phänotypenkurven der Sexualität bei *Hyalodaphnia* (Borsdorf) für verschiedene Generationen berechnet. a, Erste Generation; b, c, d, mittlere Generation; e, spätere Generationen. Sämtliche Kurven gelten nur bei gleichbleibender, mittlerer Temperatur.

ein immer höherer Milieu- (Assimilations-)grad nötig, um die Parthenogenese wenigstens zum Teil noch aufrecht zu erhalten, und schließlich sehen wir ebenso unbedingte (obligatorische) Sexualität auf allen Milieustufen, wie wir in den ersten Generationen unbedingt asexuelles Verhalten konstatieren konnten.

Ziehen wir ferner noch eine jener »polyzyklischen« Tümpelformen heran, wie wir sie oben S. 146 betrachteten. Diese Daphnien gehören zu der oben charakterisierten Kategorie Ia oder Ib. Mit einer von ihnen, einer Rasse der *Daphnia magna* (die auch KERHERVÉ und ISSAKOWITSCH als Material diente) hat zuletzt — und zwar zum ersten Male ab ephippio — v. SCHARFFENBERG unter meiner Leitung experimentiert. Er fand, daß die Tendenz zur Bil-

dung von befruchtungsbedürftigen Dauereiern sehr schnell, schon in der zweiten und dritten Generation zunimmt; er konstatierte ferner, daß sie auch in dem gleichen ♀ von einem Wurf zum andern zunimmt. Doch konnte er nicht eine obligatorische Sexualvermehrung in den höheren Generationen feststellen, wie sie für die Borsdorfer *Hyalodaphnia* und andre Biotypen besteht. v. SCHARF-FENBERG machte außerdem die interessante Beobachtung, daß bei einer *Daphnia pulex* (und das gleiche gilt höchstwahrscheinlich auch für seine *D. magna*-Rasse) bereits das aus dem Dauerei entstandene ♀ nach Produktion einer größeren Anzahl von parthenogenetischen Bruten imstande ist, infolge niedrigen Assimilationsreizes Dauereier zu bilden. Die Produktion von ♂♂ wird bei diesen *Daphnia*-Arten (nach O. KUTTNERs [Freiburg] und v. SCHARF-FENBERGs Befunden<sup>1)</sup> durch Ernährungsgrade nicht beeinflußt, soviel wir wenigstens bis jetzt sehen. Hier sind also, im Gegensatz zu dem von mir analysierten Fall, die beiden Elemente der Sexualität in ihren Reaktionsbedingungen deutlich gesondert.

Als drittes Beispiel wähle ich eine *Daphnia galeata*-Rasse aus dem Torgauer Grossteich, welche zu den »dizyklischen« Daphnien gehört. Diesen Charakter verrät sie nun auch in den Kulturen. Aus den Ephippien kommen ♀♀, deren Nachkommen alsbald eine starke sexuelle Tendenz zeigen und selbst bei guter Ernährung etwa zu 60% Ephippien und ♂♂ bilden. Dann folgt eine asexuelle Periode von mehreren Generationen und endlich ein ziemlich unvermitteltes Wiederansteigen der Sexualität; die Geschlechtstiere bilden schließlich auch bei bester Ernährung bei weitem die Majorität, etwa 80—90%. Obligatorische Sexualität, wie im Falle der Fig. 15, wird also auch hier nicht erreicht; im Laufe der weiteren Generationen nimmt die Sexualität sogar noch mehr ab.

Diese drei Beispiele als Parerga zu der S. 148 gegebenen Tabelle der verschiedenen Kategorien von sexuellen Generationsfolgen, genügen wohl, um das Eine zu zeigen, was ich auch hier wiederum zeigen wollte: daß die spezifischen Quantitativmerkmale unsrer Daphnien unendlich komplexe Größen sind, deren genotypische Grundlagen, die erblich fixierten Reaktions-Normen, durch die mannigfachsten Übergänge von Biotypus zu Biotypus verknüpft sind und unmöglich in all ihren, je nach Milieu und je nach Generation schwankenden Besonderheiten sprunghaft entstanden sein können.

---

<sup>1</sup> Die beiden Arbeiten erscheinen demnächst in der »Intern. Revue der ges. Hydrobiologie usw.«



Das Andre, was alle hier mitgeteilten Beobachtungen zeigen sollen, war die Milieubedingtheit der quantitativen Merkmale.

Beziehungen der verschiedenartigen spezifischen »Generationsfolgen« zu den natürlichen Milieuverhältnissen.

Die periodischen, in spezifischer Gesetzmäßigkeit vererbten Schwankungen der sexuellen Reaktionsnorm können nur durch die periodischen Schwankungen derjenigen Agentien entstanden sein, welche eben diese Reaktion Sexualität in ihrem quantitativen Wert bedingen.

Wenn wir nun in unsern Kulturen diese periodischen Reaktionsschwankungen auch dann auftreten sehen, wenn die Intensität jener Agentien gleich bleibt, dann können wir meines Erachtens nur annehmen, daß durch langdauernde und regelmäßige Einwirkung bestimmt wechselnder Agens-Größen die Erzielung bestimmt wechselnder Reaktionsgrößen zu einem »gewohnten«, im Reaktionssubstrat fixierten Prozeßablauf geworden ist.

Betrachten wir unter diesem Gesichtswinkel nochmals die an unsern Kulturen gewonnenen Kategorien von Generationsfolgen.

Erste Kategorie: Die Sexualität steigt rasch im Verlauf von 1—3 Generationen von 0 auf 100%: »Polyzyklische« Bewohner kleiner Wasserbecken. Normale Ursache dieser Form von Generationsfolge ist erstens der rasche Verbrauch der vorhandenen Nahrung durch die Mengen von Daphnien, die in einem relativ kleinen Wasserquantum sich rasch vermehren, während gleichzeitig dieses Wasserquantum oft durch Verdunsten und beginnendes Austrocknen des Tümpels vom Frühling bis zum Sommer schnell kleiner wird. Auch die gleichzeitige Anhäufung von stickstoffreichen Exkreten (im Sinne von LANGHANS, vgl. dessen Vortrag in diesen Verhandlungen) und die Anreicherung des Wassers mit Kohlensäure bei gleichzeitig gesteigertem Sauerstoffverbrauch (zunehmende Daphnien-Zahl und zugleich Abnahme der im Wasser suspendierten Algen!) wird in der Richtung einer Assimilationsherabsetzung mitwirken, welche letztere als der eigentlich ursächliche Reiz für ein Ansteigen der Sexualität erkannt wurde.

Dieser Turnus: Dauereier — 1 bis 3 parthenogenetische Generationen — Dauereier, ist nun dem Substrat (Gonadenanlage und Keimplasma), in welchem dieser Reaktionsprozeß sich abspielt, im Verlauf unendlich vieler derartiger Generationsfolgen so fest eingeheißt worden, daß er heute in vielen Fällen auch ohne die gewohnte Zu- und Abnahme der Assimilationsagentien abläuft, wenn auch meistens in abgemilderter Form (fakultative oder partielle

Sexualität auch der höheren Generationen, gegenüber der totalen Sexualität, welche dann im Freien einzutreten pflegt).

Übrigens können wir einstweilen nicht mit Sicherheit entscheiden, welcher Prozeß es ist, dessen Ablauf so eigenartig fixiert ist: ob die Assimilationsenergie auch bei ungewöhnlicher Dosierung der zugeführten Nahrung, Wärme usw. in der Gonade, etwa auf Kosten des früher assimilierten Zellmaterials, die »normale« bleibt und deshalb auch die normale Reaktionsfolge auslöst, oder ob sie, wie es näher liegt anzunehmen, sich dem ungewohnten Ausmaß jener Agentien entsprechend verändert und daher auch anormale Reize auf das Substrat (Keimlager) einwirken läßt. Dann ist dieses Substrat das Beharrende, das selbst auf ungewohnte Reizintensitäten mit dem gewohnten Reaktionsablauf antwortet. —

In jedem Fall beweist die erbliche Fixierung der spezifischen Generationsfolge, daß wir es hier in der Tat mit einem genotypischen Merkmal zu tun haben; und die offenkundig vom Milieu abhängige Entstehung dieses Merkmals zeigt wieder deutlich, daß diese genotypischen Merkmale und Unterschiede unsrer Elementararten milieubedingt (also keine Mutationen) sind.

Dabei wollen wir nun nicht vernachlässigen, daß noch eine zweite Ursache bei der Fixierung der Generationszyklen wesentlich mitwirken dürfte, wenn sich auch ihr Anteil schwer experimentell erweisen und bestimmen läßt. Das ist die von WEISMANN mit Recht betonte Wirkung der Naturzüchtung, welche das eminent zweckmäßige Abwechseln zwischen rascher parthenogenetischer Vermehrung und der Bildung von frost- und austrocknungsbeständigen Dauereiern unter ihren Schutz nehmen konnte, weil diejenigen Individuen und Populationen, welche diese zweckmäßige Einrichtung in geringerer Ausbildung zeigen, in ihrem Fortbestande in der Tat ernstlich bedroht sind. Jedes Ausfrieren, Aushungern oder Austrocknen der Gewässer bringt ja der darin wohnenden Daphnienkolonie die definitive Vernichtung, wenn sie nicht Dauereier gebildet hat.

Man braucht der Selektionswirkung nicht alle Besonderheiten des Organismus zuschreiben, wenn diese wie in unserm Falle zum Teil auf einfacherem und direkterem Wege entstanden sein können, aber es wäre ebenso falsch, hier die Mitwirkung der Naturzüchtung abzulehnen, die doch offenbar in dem uns beschäftigenden Erscheinungskomplex eine überaus große Rolle spielt: Die Entstehung der — für rasche Ausbreitung so nützlichen — Parthenogenese aus der ursprünglich einfach sexuellen Fortpflanzung ist ebenso auf Selektion zurückzuführen, wie etwa die feine strukturelle Durchbildung der Ephippien mit ihren ausgeklügelten Zweckmäßigkeiten.



Doch soll uns hier die Frage nach dem Anteil der Selektion an der Entstehung von Artmerkmalen der Daphniden keineswegs beschäftigen. Selektion beruht auf indirekter Milieuwirkung, diese und die von uns eingehender behandelte direkte Milieueinwirkung machen zusammen die »Milieubedingtheit« aus, welche wir an den Merkmalen unsrer Elementararten nachweisen wollen.

Zweite Kategorie von Generationsfolgen: Die Sexualität steigt allmählich, im Verlauf zahlreicher Generationen von 0% auf 100%: monozyklische Daphnien größerer Gewässer. Der Zyklus schließt entweder mit obligatorischer Sexualität oder es kann bei reicher Ernährung Parthenogenese in geringerem oder höherem Prozentsatz bestehen bleiben; das führt dann zur azyklischen Vermehrung hinüber.

Hier liegt die milieubedingte Entstehung des Turnus, wenigstens was dessen Abschluß betrifft, einfacher und klarer als im vorigen Falle: die Zahl der parthenogenetischen Generationen entspricht der Zeit vom Frühjahr, wo das erste ♀ aus dem Dauerei ausschlüpft, bis zum Herbst, wo durch Nahrungs- und Temperaturminderung die Assimilation allmählich herabgesetzt wird und dadurch den Anstoß zum Ansteigen der Sexualität gibt. Dieser regelmäßig (z. B. in der 10.—11. Generation) einsetzende Assimilationsrückgang scheint sich nun wiederum der Gonadenanlage und dem Keimplasma so fest eingeprägt zu haben, daß wir heute auch ohne Verringerung der Assimilationsfaktoren die gewohnte sexuelle Reaktion entstehen sehen (Fig. 15, Kurve *d—e*). — Wenn man das »Vererbung erworbener Eigenschaften« nennen will, so muß man darüber klar sein, daß solche Assimilations-»Eigenschaften« (Reaktionsintensitäten) und ihre Veränderungen nicht nur das Soma, sondern stets auch gleichzeitig die Gonade und darin das Keimplasma betreffen müssen.

Schwieriger als für den Schluß ist die Milieubeziehung der monozyklischen Formen für den Anfang ihres Turnus zu verstehen. In vielen Kolonien wenigstens steht den ersten Generationen mit ihrer unbedingten Parthenogenese eine wesentlich geringere Nahrung und Wärme zur Verfügung als später im Sommer. Dennoch sind sie am Anfang am ausgesprochensten asexuell und bleiben das auch, wie v. SCHARFFENBERGS und meine Kulturen beweisen, bei Nahrungsmangel und Kälte.

Andre Kolonien beginnen ihren Turnus erst bei reichlich vorhandener Nahrung und sommerlicher Wasserwärme. Haben nun jene frühbeginnenden Daphnien durch sekundäre Anpassung eine Veränderung der Sexualreaktion erfahren, wobei ihr Ausschlüpfen aus den Dauereiern allmählich früher und früher erfolgte? — Oder ist



vielleicht in den Wohngewässern dieser Kolonien schon im März jenes durch unsre feinsten Netze hindurchpassierende »Zentrifugenplankton« reich entwickelt, das LOHMANN im Meer entdeckte und das ich dann im Süßwasser als wichtigste Entomostrakennahrung wiederfand? — Oder endlich ist hier jene schon einmal berührte, noch rätselhafte Korrelation zwischen geringer Kopfhöhe und starker parthenogenetischer Vermehrung im Spiel?

Ich will hier diese Möglichkeiten, die noch der exakten Prüfung harren, nicht diskutieren, sondern nur darauf hinweisen. Für uns genügt heute die Feststellung, daß auch die monozyklische Reaktionsnorm der Sexualität im großen und ganzen durch Milieueinwirkung entstanden sein muß.

Dritte Kategorie: Die Sexualität steigt zunächst rasch an, auch bei reichlicher Ernährung; die parthenogenetisch sich weiter vermehrenden ♀♀ liefern Nachkommen, die zunächst asexuell, dann langsam ansteigend immer mehr sexuell werden: dizyklische Daphnien, auch diese schließlich mit obligatorischer oder nur fakultativ hoher Geschlechtlichkeit.

Die Ursachen dieses eigenartigen Rhythmus der Reaktionsnorm sind noch keineswegs geklärt. Es kommen zweierlei mögliche Ursachen in Betracht. Entweder: durch die starke Vermehrung in den ersten Generationen wurde (wie in Kategorie I) die Nahrung in den ursprünglichen, kleinen Wohngewässern dieser Arten rasch verbraucht, die Assimilation ging herab, die Sexualität stieg demzufolge an, blieb aber partiell, so daß weitere, auf eine Minorität beschränkte parthenogenetische Vermehrung erhalten blieb. Dabei ging die Individuenzahl der Population stark zurück, die Überlebenden fanden wieder eine reichere Nahrung (wobei die Düngung des Wassers durch die zahllosen Leichen der Geschlechtstiere mitspielen mag), vermehrten sich bis in den Herbst, wo die Assimilation wie sub II allmählich zurückging. Dadurch entstand die zweite langsamer anschwellende Geschlechtsperiode.

Eine zweite Erklärung hält die erste Sexualperiode der dizyklischen Daphnien für eine Reminiszenz an den kurzen Sommer, wie er nach der letzten Eiszeit, als unsre *Daphnia*-Arten wohl zum Teil entstanden sind, den Tieren zur Verfügung stand. Die zweite Sexualperiode ist dann eine modernere Einrichtung im Anschluß an unsre heutige Sommerlänge. Wir brauchen hier die beiden Möglichkeiten, deren erste mir plausibler erscheint, nicht zu diskutieren, denn in beiden Fällen ist es die Beschaffenheit des Milieus, welche die Gestaltung des Generationszyklus verursacht. Und darauf kommt es uns ja allein an.

Endlich die vierte Kategorie: Unbedingte Parthenogenese unter allen Milieubedingungen, welche überhaupt Eibildung erlauben: azyklische Cladoceren der großen Seen und vielleicht der unter wärmeren Breiten liegenden Gewässer.

Die Milieubedingtheit dieser extremen Form der Fortpflanzung liegt klar vor Augen. Die azyklischen Rassen leben seit sehr langer Zeit in Gewässern, welche ihnen das ganze Jahr über die Mittel für eine hinreichende Assimilation gewähren, so daß zunächst fakultative Parthenogenese (Kategorie Ib, IIb oder IIIb, S. 148) beibehalten werden konnte, die dann im Laufe der Zeit zur obligatorischen Parthenogenese erstarrte.

Es sind Rassen der *Daphnia longispina-hyalina*, *cucullata* und der ebenfalls rein pelagischen Gattung *Bosmina*, welche in den großen Seen z. B. der Alpen diese völlige Ungeschlechtigkeit ausgebildet haben.

Doch besitze ich eine Kolonie von *Daphnia pulex* (welche sonst polyzyklisch zu sein pflegen) aus dem warmen See des Astronikraters in den Phlegräischen Feldern, welche seit dem Frühjahr 1906 sich rein parthenogenetisch vermehrt und in der auch dann kein einziges ♂ oder Ephippium auftritt, wenn ich die Tiere bei Nahrungsmangel und in einer Temperatur von 5° C. kultiviere. Sie schränken dann ihre Eiproduktion allmählich völlig ein und gehen schließlich zugrunde, zeigen aber keine Spur von Sexualität. Aus dem See selbst habe ich damals einige wenige ♂♂ erhalten; so ist es wahrscheinlich, daß diese Elementarart in dem warmen und nahrungsreichen Astronisee gerade im Begriff ist, vollständig asexuell zu werden und in meinen Kulturen — ich hielt die Tiere zunächst andauernd im Warmhaus der Lunzer Station bei guter Ernährung — den letzten Anstoß in dieser Richtung erhalten haben. Ich komme darauf noch kurz zurück (S. 166).

Wir sehen also, daß alle die mannigfaltigen und durchaus »transgressiven« Formen der Daphnidenfortpflanzung in irgend einer Weise auf Milieueinflüsse zurückgeführt werden können und, wie ich glaube, zurückgeführt werden müssen. Wir können demnach diesem Erscheinungskomplex eine zweite, mindestens ebenso kräftige Stütze für unsre Auffassung der Artveränderung entnehmen, wie wir sie vorher bei der Analyse der Helmbildung gewonnen hatten.

### III. Untersuchungen über das Auftreten und Versuche zur Hervorbringung und Fixierung regressiver Varianten.

Diese Untersuchungen betreffen zwei interessante Merkmale der Hyalodaphnien: das Nebenauge (Naupliusauge) und das »Scheitelzähnnchen« der Jungen.

Beide Organe fehlen den von mir untersuchten Lokalarten normalerweise, sind dagegen bei den ursprünglicher gearteten Verwandten der »Gattung« *Hyalodaphnia*, z. B. bei *Daphnia longispina-galeata*, in der Regel vorhanden. Ihr Wiederauftreten bei *Hyalodaphnia* stellt daher jedesmal eine regressive Variante dar.

Ich studierte nun diese regressiven Varianten u. a. von dem Gesichtspunkt aus: können wenigstens diese Merkmale meiner Hyalodaphnien, also das Fehlen des Nebenauges und das Fehlen des juvenilen Scheitelzähnnchens, sprungartig entstanden sein? Beide Merkmale schienen mir nach Art vieler Alternativeigenschaften ohne Übergänge zu benachbarten Formen zu sein und in keinem erkennbaren Kausalverhältnis zu irgend welchen Milieuverhältnissen zu stehen.

#### a. Das Nebenauge der Hyalodaphnien.

Auf das Fehlen des Nebenauges hin wurde die »Gattung« *Hyalodaphnia* (von SCHÖDLER 1866) gegründet; aber es sind seitdem durch LILLJEBORG u. a. eine Reihe von Fällen bekannt geworden, wo das Nebenauge auch bei solchen Tieren vorhanden ist, die sonst alle Merkmale der Hyalodaphnien zeigen (insbes. das stumpfe Rostrum mit terminalen Riechantennen). Ferner wurde konstatiert, daß in einigen Seen im Frühjahr solche Hyalodaphnien mit Nebenauge vorkommen, während im Sommer typische Hyalodaphnien vorhanden sind. Es war also bereits recht wahrscheinlich, daß Hyalodaphnien ohne Nebenauge von solchen mit diesem Pigmentfleck produziert werden können, und umgekehrt.

Das ist nun durch Untersuchungen von E. WAGLER (Leipzig) sowie durch meine Kulturen besonders mit der Frederiksborger *Hyalodaphnia*, bei der oft ein solches Umschlagen in beiden Richtungen eintrat, zur Gewißheit erhoben.

Ich konnte auch experimentell bestätigen, daß in den frühen Generationen (nach dem Dauerei) das Nebenauge häufiger und in höherer Ausbildung auftritt, wie in den späteren Generationen.

Schon das spricht nun gegen meine ursprüngliche Vermutung, wir möchten es hier mit einem plötzlichen Verschwinden zu tun haben. Die vererbte Anlage dieses Gebildes zeigt ja dieselbe vermittelnde



Periodizität, wie wir sie bei den Merkmalen Kopfhöhe und Sexualität kennen lernten: einige Generationen zeigen noch das ursprüngliche Verhalten, und nur einige das neue, negative Merkmal.

Bei weiterer Untersuchung zeigte sich auch, daß wir es garnicht mit einer wirklichen Alternativeigenschaft (Fehlen oder Vorhandensein eines Pigmentfleckes) zu tun haben, sondern daß alle möglichen Übergänge zwischen dem ursprünglichen und dem neuen Verhalten vorhanden sind.

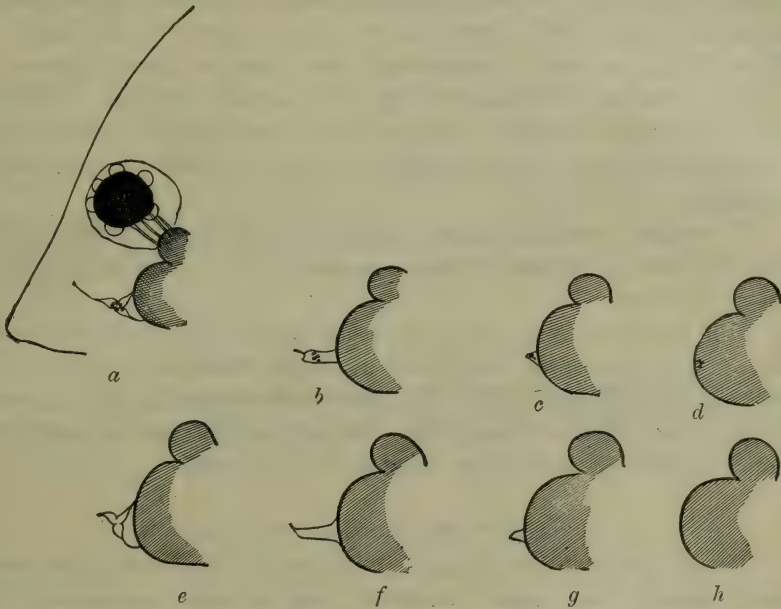


Fig. 16. Variieren des Nebenauges in den Kulturen von *Hyalodaphnia* Frederiksborg). *a*–*d*, Pigment bleibt erhalten, Zellen des Nebenauges in fortschreitender Rückbildung; *e*–*g*, Pigment verschwunden, die Zellen sind aber noch vorhanden; *h*, Zellen und Pigmentkörner verschwunden.

Und zwar finden wir Übergänge in zwei Richtungen: entweder sind die Zellen des Nebenauges mehr oder weniger erhalten, aber das Pigment fehlt; oder das Pigment ist in stärkerer oder geringerer Ausbildung vorhanden, aber die Zellen sind rückgebildet. Es kann jede Spur des normalerweise vor dem Gehirn liegenden Zellkomplexes verschwunden sein, und dennoch werden noch die charakteristischen schwarzen Pigmentkörnchen angelegt, aber nur innerhalb der Gehirnssubstanz (vgl. Fig. 16, *d*).

Die Übergänge betreffen nun interessanterweise nicht nur die Ausbildungsstufe dieses rudimentären Organs, sondern auch den Grad der Erblichkeit. Ich sah diese Pigmentflecke in verschiedenen reinen

Linien der Frederiksborger *Hyalodaphnia* auftreten und wieder verschwinden, in einer regellosen, anscheinend launischen Weise. Dann erhielt ich aber auch in einigen Fällen ♀♀ mit Nebenaugen, welche diese regressive Variante in ziemlich hohem Grade vererbten.

Bei einem solchen ♀, das von einer ebenfalls wegen ihres gut ausgebildeten Nebenauges isolierten Mutter und Großmutter stammte, erzielte ich eine Erbllichkeit des Pigmentflecks bis über 90%, so daß ich also aus der nebenaugelosen *Hyalodaphnia* durch nur dreimalige Selektion eine nebenaugebesitzende *Daphnia hyalina* wieder herauszüchtete. Bei diesem ♀ war das regressive Merkmal (der Rückschlag) so stark ausgeprägt, daß einzelne Nachkommen mit völlig normalem Nebenauge (Fig. 16, a) erzielt wurden. Allerdings blieb das Organ weiterhin sehr variabel, und einzelne nebenaugelose Individuen kamen in den meisten Würfen vor; auch bei fortgesetzter Selektion.

Versuche, durch Lichtentziehung und durch Temperaturextreme das Nebenauge zu beeinflussen, ergaben einstweilen kein einwandfreies Resultat.

Wir haben es also hier mit einem quantitativen (und regressiven) Merkmal zu tun, das zwar keine deutliche Beziehung zu den Milieubedingungen erkennen läßt, das aber doch durch das Vorhandensein vielfach abgestufter Übergänge deutlich zeigt, daß es nur durch kontinuierliche Rückbildung entstanden sein kann.

#### b. Das Scheitelzähnnchen der *Hyalodaphnien*.

Dieses unscheinbare Organ ist für meine Untersuchungen besonders deshalb von hohem Interesse, weil es sich herausgestellt hat, daß die Helmbildungszellen der *Hyalodaphnia* und *Daphnia galeata* mit den Bildungszellen dieses Zähnnchens, wie sie sich auch bei vielen ungehelmtten Rassen von *Daphnia longispina* finden, identisch sind; woraus mit einiger Sicherheit der Schluß gezogen werden kann, daß die Fähigkeit zur Helmbildung aus der älteren Fähigkeit des gleichen Substrats, ein Chitinzähnnchen zu bilden, hervorgegangen ist. Es fanden sich nämlich auch Übergänge zwischen typischen »Zähnnchen« und kleinen aufgesetzten Kopfspitzen.

Es hat sich nun ferner durch die Untersuchungen von E. WAGLER (die im Zool. Institut zu Leipzig unter meiner Leitung durchgeführt wurden) gezeigt, daß bei *Daphnia pulex*, *longispina*, *galeata* und *Hyalodaphnia* alle möglichen Übergänge vorkommen zwischen den bekannten »Nackenzähnnchen«, die für so viele Daphnien (insbesondere ♂♂) charakteristisch sind, und dem typischen Scheitelzähnnchen der jungen *D. galeata* und *Hyalodaphnia*. Vgl. Fig. 17 u. 18.

Doch wollen wir die in diesen Befunden offenbar werdende Geschichte der Helmbildungen<sup>1</sup> hier nicht weiter verfolgen, sondern nur das Auftreten des Zähnchens als regressiver Variante ins Auge fassen.

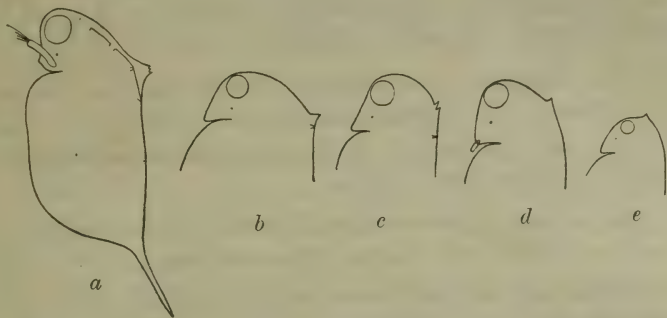


Fig. 17. Verschiedene Lage der Nacken- bzw. Scheitelzähnchen nach E. WAGLER, bei *Daphnia pulex* (a—b) und *D. longispina* (c—e). a, typisches ♂ von *D. pulex*, Nackenzähne in der Linie der Kopfbasis; b, ♀ mit einfachem Zähnchen; c, junges ♀, Nackenzähnchen höher hinaufgerückt; d, junges ♂, Nackenzähne noch höher; e, junges ♀ mit typischem Scheitelzahn.

#### Kontinuierliche Entstehung.

Während nämlich für viele Rassen von *Daphnia longispina-galeata* das Auftreten eines Zähnchens am Scheitel der jungen Tiere ein

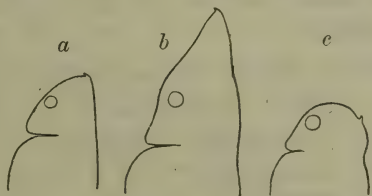


Fig. 18. Auftreten des Scheitelzähnchens bei *Hyalodaphnia* (Frederiksborg). a, typische Jugendform nach dem Ausschlüpfen; b, das Zähnchen ist bei einem ausgebildeten ♀ erhalten geblieben; c, das Zähnchen tritt bei einem alten ♀ sekundär wieder auf und zwar an einer Stelle zwischen Scheitel und Rücken.

reguläres, stets realisiertes Merkmal bildet, ist bei den mir bekannten Rassen von *Hyalodaphnia* dieses Auftreten nur noch in vereinzelt Fällen zu beobachten, demnach als Regressivvariante aufzufassen.

<sup>1</sup>) Ich vermute, daß die Nacken- und Scheitelzähnchen einmal dazu bestimmt waren, beim Sprengen der derben Dauereimembran zu dienen (indem sie früher hart wurden als der übrige Chitinpanzer der jungen Tiere und dadurch befähigt waren, die Eihaut aufzureißen). — Falls diese Hypothese sich bestätigt, würden wir vielleicht auch darin eine Erklärung für die ungleiche Verteilung dieses Merkmals auf die verschiedenen Generationen finden. Vgl. S. 160.



Auch für dieses Merkmal finden wir nun zunächst einmal die mannigfachsten Übergänge: 1. im Ausbildungsgrad, 2. in der Häufigkeit des Auftretens, 3. in der Erbllichkeit, 4. in der verschieden starken Tendenz bei verschiedenen Generationen. Wir haben es also mit einer vollständigen Parallele zu dem vorhin betrachteten, ebenfalls regressiven Merkmal zu tun.

ad 1. Das Zähnchen kann länger und kürzer, ja bis auf eine geringe Verdickung des Chitins reduziert sein (WAGLER). Es kann ferner bereits nach der ersten Häutung spurlos verschwinden, oder erst nach der zweiten bzw. dritten.

ad 2. Es ist ein größerer oder kleinerer Prozentsatz der jungen Tiere (von 0—100%!) mit diesem Zähnchen versehen.

ad 3. Isolierung der mit besonders gut ausgebildeten und lange persistierenden Zähnchen versehenen jungen ♀♀ ergibt im allgemeinen keine Verstärkung dieses Merkmals (in bezug auf Ausbildung und Häufigkeit) in der Nachkommenschaft. Vielmehr verhält sich das Zähnchen fast immer ganz wie irgend ein phänotypisches Merkmal. Doch konnte auch hier in einzelnen Fällen eine größere Häufigkeit, also eine erhöhte Erbllichkeit der regressiven Variante konstatiert werden, wenn auch in geringerem Grade als bei dem analogen Merkmal Nebenaugen. Während dort ein fast konstantes Auftreten (bis über 90%) des alten Merkmals durch nur dreimalige Selektion erzielt werden konnte, ließ sich die Erbzahl für den Scheitelzahn bisher nicht über 50% steigern.

ad 4. Die mehrfach zitierte *Hyalodaphnia* des Frederiksborger Schloßsees, welche ich der Freundlichkeit DR. WESENBERG-LUNDS verdanke, zeigte eine merkwürdige Verschiedenheit dieses Merkmals in den verschiedenen Generationen. Aus den Ephippien, welche ich im März 1908 erhielt, schlüpften (in Neapel, wohin mir das Ephippienmaterial nachgeschickt war) Tausende und Abertausende von jungen Hyalodaphnien aus. Diese besaßen fast sämtlich (etwa 95%) ein wohl ausgebildetes Scheitelzähnchen, das aber in den späteren Generationen immer seltener wiederkehrte. Ich glaubte zunächst, daß es sich einfach um ein atavistisches Merkmal handle, das wie etwa die Naupliuslarve und das Nebenaugen der *Leptodora*, nur bei den geschlechtlich erzeugten Tieren, nicht aber bei den parthenogenetisch entstandenen aufträte.

Dieser Deutung widerspricht nun aber der Befund, daß aus den im März 1909 erhaltenen Ephippien gleicher Herkunft junge Hyalodaphnien geboren wurden, welche nur zu etwa 15—20% jenes Zähnchen besaßen.

Da auch die unter gleichen Existenzbedingungen herangewachsene Nachkommenschaft dieser ♀♀ nur ganz vereinzelt das Merkmal zeigt, so steht wenigstens so viel fest, daß die Tendenz zu dieser Bildung in der ersten Generation eine erheblich größere ist, wie in den späteren; ähnliches konnte ja oben auch für das Nebenauge berichtet werden.

### Milieu einfluß.

Während aber bei jenem Pigmentfleck keine deutliche »Milieubedingtheit« nachweisbar war, zeigt sich bei dem Scheitelzähnen eine (wenn auch in ihrer Kausalität noch unverständliche) Beeinflussung durch das Milieu.

Ich kann nämlich junge, parthenogenetisch entstehende ♀♀ mit Scheitelzähnen künstlich hervorrufen, dadurch daß ich reife ♀♀ aus hoher Temperatur (25° C.) plötzlich in erheblich niedrigere Temperatur (12° C.) versetze und hier ihre Jungen absetzen lasse. Bei dem Umsetzen dürfen die Eier, um dieses Resultat zu erhalten, noch nicht in den Brutraum übergetreten sein.

Aus diesem Ergebnis, das ich in wiederholten Fällen erhielt, ziehe ich vorläufig den Schluß, daß auch die auffällige Differenz der jungen Exephippio-Hyalodaphnien von 1908 und 1909 darauf zurückzuführen ist, daß die Dauereier im Winter 1907/1908 während irgend einer kritischen Entwicklungsphase (die wahrscheinlich in den Januar-Februar, vielleicht aber auch schon in den Herbst fällt) von einem erheblichen Temperatursturz getroffen sind, während die vom nächsten Jahre einem solchen nicht ausgesetzt waren.

Wenn nun auch der Zusammenhang zwischen diesem Milieuagens und seinem Resultat, der Zähnenbildung, einstweilen rätselhaft ist, so erkennen wir doch, daß auch bei diesem Merkmal eine Milieubedingtheit im Spiele ist.

Wir können demnach die beiden untersuchten Regressivmerkmale den früher behandelten beiden Quantitativmerkmalen Helmhöhe und Sexualität an die Seite stellen: auch Nebenaugen und Scheitelzahn sind in all ihren heutigen spezifischen Ausbildungsstufen auf kontinuierlichem Wege entstanden. Diese Organe sind sowohl kontinuierlich zurückgebildet und verschwunden, als auch sehen wir sie wieder kontinuierlich, alle möglichen Stufen durchlaufend, auftreten und sich in einzelnen Fällen wieder erblich festsetzen. Für das eine der beiden Merkmale ist auch eine gewisse Abhängigkeit von Milieuveränderungen nachweisbar, für das andre kann sie einstweilen nicht bewiesen, aber auch nicht mit Sicherheit geleugnet werden.

#### IV. Versuche zur Hervorbringung neuer genotypischer Quantitativmerkmale durch lange Einwirkung bestimmter Milieustufen.

Unsre bisherigen Betrachtungen betrafen hauptsächlich die Analyse vorhandener quantitativer Unterschiede der Elementararten. Diese Unterschiede wurden in ihre Elemente (die einzelnen Phänotypen) zerlegt, deren Einzelursachen wir untersuchten. Dann konnten die Gesamtunterschiede (die Reaktionsnormen) verglichen, und auf ihre Entstehung Schlüsse gezogen werden.

Neben solchen analytischen Arbeiten haben mich nun seit dem Beginn meiner *Daphnia*-Kulturen Versuche beschäftigt, welche zum Ziel hatten, durch andauernde Einwirkung bestimmter ungewohnter Milieustufen die Reaktionsnorm meiner Elementararten erblich (genotypisch) zu verändern: neue Genotypen hervorzubringen.

Es kann nicht wundernehmen, daß in dem kurzen Zeitraum von drei Jahren nur erst Anfänge von Resultaten erzielt wurden; aber da diese Anfänge ermutigend sind und gut mit den Ergebnissen der im Vorhergehenden mitgeteilten Analyse übereinstimmen, so seien sie hier als Anregung zu ähnlichen Arbeiten in möglichster Kürze mitgeteilt.

Ich beschränke mich dabei in der Hauptsache auf eine Versuchsreihe und eine Elementarart: auf die Untersuchungen über den Einfluss andauernder Überassimilation auf die *Daphnia longispina* des Lunzer Untersees.

##### Entstehung eines genotypisch neuen Wertes der Kopfhöhe.

Die genannte Art ist, wie ich im vorigen Jahre ausgeführt habe und auch oben (S. 141) erwähnte, an relativ arme Nahrung und niedrige Temperatur gewöhnt und kann durch reiche Ernährung und erhöhte Temperatur, kurz durch Steigerung der Assimilationsintensität sehr rasch phänotypisch verändert werden, und zwar wird sie, wie wir sahen, durch solche extreme Milieuveränderung der Obersee-*Daphnia* in einigen (nicht allen) Merkmalen ähnlich. Diese Merkmale sind: Körpergröße, Kopfhöhe, Spinalänge, Spinawinkel, Stirnwinkel (vgl. Fig. 2). Ich wies auch bereits darauf hin, daß sie dabei mit jener Form nicht identisch wird, also nicht nur eine »Standortsmodifikation« der Oberseedaphnia ist.

Auch die jetzt zu besprechenden Versuche, welche die erbliche Fixierung einer dieser zunächst phänotypischen Veränderungen, und zwar der Kopfhöhe bezwecken, führen sicherlich nicht dazu, der Untersee-*Daphnia* das Aussehen der Oberseeart wiederzuverleihen. Da letztere wahrscheinlich den ursprünglicheren Biotypus darstellt,



hätten wir es sonst auch hier mit dem Auftreten regressiver Varianten zu tun. Nun kann man aber jeder Elementarart von *Daphnia* durch Überernährung einen zunächst phänotypisch höheren Kopf verschaffen; ich mußte deshalb davon absehen, gerade diese Veränderung als ausgesprochen regressiv zu behandeln.

Es handelt sich vielmehr hier nur darum, dem Merkmal Kopfhöhe einen genotypisch neuen Wert anzuzüchten, also seine Reaktionsnorm erblich zu verändern. Falls das eintreten sollte, müßte es sich darin zeigen, daß unsre Elementarart nun auch auf die früher gewohnte Milieustufe (in diesem Falle geringe Ernährung) mit einer veränderten Kopfhöhe reagiert, also eigentlich eine neue Elementarart geworden ist.

Die Anordnung solcher Versuche ist eine recht einfache: man sorgt vor allem für dauernd gleichmäßig erhöhte Nahrung und Temperatur, sowie dafür, daß die Zahl der Individuen pro ccm Wasser sich nicht allzusehr ändert: ferner schließt man durch fortgesetztes Kontrollieren bzw. durch Isolieren einzelner ♀♀ Befruchtung aus und prüft nun von Zeit zu Zeit, in Zwischenräumen von zunächst einer, dann etwa drei bis fünf Generationen das genotypische Verhalten, indem man einzelne Tiere bei der ursprünglichen armen Nahrung isoliert und den Mittelwert der Kopfhöhe bei ihren Nachkommen bestimmt.

Bei diesen Prüfungen ergab sich nun das, was ich hier als den Anfang eines Resultats mitteilen möchte, nämlich vorsichtig ausgedrückt: eine deutliche Verschiebung der Reaktionsnorm in der Richtung auf eine genotypische Fixierung der zuerst als Phänotypus aufgetretenen, übernormalen Kopfhöhe.

Diese Verschiebung läßt in ihrer »Geschichte« bisher drei Perioden erkennen, in denen die Kulturen sich merklich verschieden verhalten. Die

### Erste Kulturperiode

betrifft die ersten Generationen nach dem Einsetzen von einzelnen im See gefangenen ♀♀ in die Kulturgläser. In diesen nehmen sie, bei der reichen *Chlorella*-Ernährung und der hohen Temperatur des Warmhauses alsbald veränderte Formen an, insbesondere nimmt auch die Kopfhöhe merklich zu. Diese erste Kulturperiode ist nun für unsre *Daphnia* die Periode einer ganz auffälligen Variabilität insbesondere des Kopfprofils. Das Rostrum erscheint bei einigen Tieren grade abgeschnitten, bei andern hakenartig oder schnabelförmig gekrümmt, bei andern mit einer Inzisur entweder nahe dem Auge, oder nahe der Rostrumspitze versehen. Der Stirnwinkel

(Fig. 2,  $\alpha$ ) ist dabei durchgehends merklich gewachsen, die niedrigen, zurückweichenden Köpfe, welche die Daphnien des Sees durchweg zeigen, kommen in diesen Kulturen nicht vor.

Diese Mannigfaltigkeit der Kopfformen erweist sich aber als eine sehr ephemere, rein phänotypische Erscheinung; bei Zurückversetzung in spärliche Ernährung, wie sie den natürlichen Verhältnissen des Sees entspricht, bilden die Tiere meist schon bei der nächsten Häutung wieder den typischen Unterseekopf heraus. Und, was uns hier am meisten interessiert: auch die Kopfhöhe geht bei Zurückversetzen in das alte Milieu von einer Häutung zur andern auf die ursprüngliche herab.

### Die zweite Kulturperiode

beginnt 3—4 Monate nach dem Einsetzen in die Gefangenschaft, sie ist dadurch charakterisiert, daß sich eine einheitliche Kopfform mit schwach konkavem Stirnkontur ausbildet; die aberranten Profilformen werden seltener und seltener, auch Mißbildungen am Auge, an der Spina und Schale, ferner Zwitterbildungen, endlich auch die oben (S. 137) erwähnten Sprungvariationen, werden jetzt weit seltener beobachtet. Alle diese Erscheinungen sind gerade für den Anfang der Akklimatisation charakteristisch, treten allerdings auch in jener ersten Periode besonders dann auf, wenn die Kulturen durch Entwicklung von Bakterien neben den Chlorellen oder Kirschneriellen, oder durch andre Einflüsse irgendwie geschädigt sind. Da aber die gleichen Schädigungen in dieser zweiten Periode weniger wirksam sind, so kann man wohl von einer fortgeschrittenen Akklimatisation an die Kulturbedingungen (enger Raum, reiche Nahrung, hohe Temperatur) sprechen. Die Daphnien sind jetzt weniger empfindlich in ihren Lebenserscheinungen, zugleich auch weniger labil in ihrem Phänotypus.

Vor allem aber fällt auf, daß bei Zurückversetzen in die ursprünglichen Milieuverhältnisse (karge Ernährung und niedrige Temperatur) die Tiere nicht mehr so schnell die frühere Form annehmen. Jüngere ♀♀ (nur ♀♀ wurden untersucht) brauchen jetzt mehrere Häutungen, um den ursprünglichen Phänotypus der Kopfhöhe zu erreichen, und ältere ♀♀ bekommen überhaupt nicht mehr ganz so niedrige Köpfe, wie der Ernährungsstufe entspricht. Dagegen zeigen die im ursprünglichen Milieu geborenen Nachkommen aller dieser ♀♀ von vornherein den ursprünglichen Mittelwert der Kopfhöhe.

Eine scharfe Sonderung dieser zweiten Kulturperiode von der ersten und dritten ist natürlich nicht möglich; ich möchte sie indes

hauptsächlich durch das eben erwähnte Verhalten der Nachkommen von der dritten, durch das Verhalten der älteren ♀♀ von der ersten Periode abgrenzen.

### Die dritte Kulturperiode

endlich ist in einigen meiner Kulturen (aus dem Spätsommer 1907) gerade jetzt (Juni 1909) erreicht.

Es zeigt sich nämlich eine wichtige Veränderung insofern, als die Nachkommen von hochköpfig gemachten Weibchen auch dann einen größeren Mittelwert der Kopfhöhe zeigen, wenn sie bei der ursprünglichen, knappen Ernährung und bei niedriger Temperatur entstanden sind. Und zwar dürfen sie natürlich nicht nur in dem ursprünglichen Milieu geboren sein, sondern die Mutterweibchen wurden mit noch jugendlichem, nicht in Keimgruppen (Ei + 3 Nährzellen) zerlegten Ovarium aus den reichernährten Kulturen in spärliche Ernährung gesetzt und produzierten nun erst hier Eier. Dennoch waren die ausschlüpfenden Jungen merklich hochköpfiger, als nach der ursprünglichen Reaktionsnorm dieser Elementarart für diese Ernährungsstufe zu erwarten war. Es hat also jedenfalls eine Veränderung der Reaktionsnorm stattgefunden, oder vielmehr eine solche Veränderung zeigt sich uns hier grade in ihrem ersten Anfang. Denn zunächst handelt es sich ja nur um eine Veränderung in der ersten, unter den alten Milieubedingungen herangewachsenen Generation. Da aber bereits die Eibildung, welche zu dieser Generation führt, wieder unter den ursprünglichen ärmlichen Ernährungsverhältnissen stattfindet, so haben wir es mit mehr als bloßer »Nachwirkung« der reichen Ernährung zu tun. Eine ganz scharfe Sonderung der Begriffe »Nachwirkung« und »allmähliche artändernde Milieuwirkung« ist undurchführbar.

Auch wenn man diese Reaktionsveränderung lieber als »Nachwirkung« auffassen möchte, so ist doch ein Fortschreiten der bloß phänotypischen zur genotypischen Veränderung der Kopfhöhe schon jetzt unverkennbar und paßt gut zu den im Hauptteil dieses Vortrags mitgeteilten analytischen Resultaten.

### Genotypische Veränderung der Sexualität.

Da wir oben auch die »Sexualität« der Daphnien etwas eingehender analysiert haben, so möchte ich hier doch kurz darauf hinweisen, daß auch dieses Merkmal geeignet zu sein scheint, die erbliche Wirkung anhaltender Milieuwirkung zu studieren, zumal in solchen Fällen, wo bereits eine Neigung zur Sexualitätsänderung in der einen oder andern Richtung in den Tieren vorhanden ist.



Eine ausgesprochene Neigung zur Asexualität (Azyklie) besteht nun offensichtlich bei vielen Cladocerenrassen, insbesondere bei pelagischen Daphniden und Bosminen.

Auch die beiden Daphnien des Lunzer Sees stehen offenbar in einer fortschreitenden Entwicklung nach dieser Richtung. Damit mag es zusammenhängen, daß diejenigen meiner *D. longispina*-Kulturen, welche ich längere Zeit im Warmhaus bei reicher Ernährung hielt, die Fähigkeit zur Sexualität beinahe ganz verloren zu haben scheinen, jedenfalls nunmehr auch auf minimale Ernährung und Temperatur nicht mehr in der für höhere Generationen gewohnten Weise (durch Sexualität) reagieren.

Ebenso dürfte die bereits erwähnte absolute Asexualität meiner Astroni-Daphnien (*D. pulex*) auf eine Veränderung durch Milieueinfluß zurückzuführen sein. Vgl. S. 155.

Und endlich zeigen sogar die polyzyklischen Daphnien der Almtümpel, wenn sie monatelang durch reiche Assimilation verhindert wurden, sexuell zu werden (s. S. 146), die Tendenz mit der Parthenogenese fortzufahren, auch wenn sie nunmehr in niedrigere Temperatur und Ernährung zurückversetzt werden. Auch hier zeigt sich dann also die ursprüngliche Reaktionsnorm bereits verändert. —

Natürlich bedürfen alle diese Befunde einer eingehenden, vieljährigen Prüfung, immerhin schien mir ein Hinweis angebracht, um das Interesse der Fachgenossen an diesen Cladoceren zu erwecken, die sich offensichtlich gerade in einer Periode der Labilität befinden. Die außerordentlich reiche Abstufung der morphologischen und physiologischen Merkmale liefert die sichtbaren Zeugen dafür.

#### Zusätze.

I. Die Ursachen der kontinuierlichen (fluktuierenden) Variation in JOHANNSENS und meinen Versuchen. (Zu Seite 125.)

Ein sehr wesentlicher Vorteil unsres Materials ist für solche Untersuchungen folgender: In jeder Pflanzenkultur, wie sie z. B. von JOHANNSEN untersucht wurden, gibt es auch bei sorgfältigster Gleichmachung des Versuchsfeldes oder -beetes erhebliche Unterschiede in den Milieubedingungen der einzelnen Individuen; sowohl die Nahrungs- und Wasserzufuhr, als der zur Verfügung stehende Raum, als ferner das der aufwachsenden Pflanze zukommende Licht, als endlich die Erdbeschaffenheit, welche das eingelegte Samenkorn für seine Bewurzelung findet — alles das ist von Individuum zu Individuum verschieden. Und dies ist die eine und wohl die hauptsächliche Ursache für die individuelle, fluktuierende Variation, welche sich in

den Frequenzkurven ausdrückt. Die andre Ursache beruht in der Beschaffenheit der verwendeten Samenkörner, also (außer den etwaigen keimplasmatischen Differenzen) in der Menge der dem Embryo mitgegebenen Nahrungsstoffe, in der Dicke der Schale usw.

Bei meinen Daphniakulturen ist dagegen die Gleichmäßigkeit der Milieubedingungen in einem Kulturglas eigentlich eine absolut vollkommene. Wenn ich ein solches Glas mit filtriertem Wasser und einem dosierten Chlorellaquantum beschrifte, so finden die darin lebenden Daphnien ganz gleiche Existenzbedingungen. Da sie sich unablässig in der ganzen Wassermenge herumbewegen, gibt es keine Differenz des Standortes. Und da sie dabei die im Wasser suspendierten Algenzellen ganz mechanisch durch den Schlag ihrer reusenartigen Gliedmaßenanhänge aus dem Wasser aussieben, so ist auch die Nahrungsmenge gleich: ebenso natürlich die Licht- und Atmungsverhältnisse und die Wasserbeschaffenheit.

Die dennoch auftretenden geringen Individualunterschiede sind deshalb lediglich auf körperliche Differenzen zurückzuführen, welche die Tiere bei ihrer Geburt mitbringen. Es sind also — abgesehen von Unterschieden der erblichen Anlage — nur Differenzen in der Ernährung von Ei und Embryo im mütterlichen Körper, welche bei den Daphnien solcher Kulturen die fluktuierende Variation verursachen.

Damit werden für uns die Bedingungen des Experiments klarer und einfacher als für den Botaniker, der mit zwei Gruppen von individuell schwankenden, unbekannten Größen (Embryoernährung und individueller Standort) zu rechnen hat und niemals wissen kann, wie weit seine Varianten dem einen oder dem andern Faktor zu danken sind. — Wenn er dann daran geht, den verändernden Einfluß des veränderten Milieus zu analysieren, so muß er stets zweierlei Milieueinflüsse auseinander halten: den generellen der »durchgehends verschiedenen Lebenslage« (JOHANNSEN, S. 219) und den individuellen des Standorts innerhalb einer »gegebenen Lebenslage«, d. h. in einem nach Möglichkeit gleichmäßig gestalteten Kulturbeet.

Logischer Weise unterscheidet denn auch JOHANNSEN zwei Arten milieubedingter Variabilität, die kollektive oder »Gruppenvariabilität« als Folge genereller und die fluktuierende Variabilität (im engeren Sinne) als Folge spezieller (individueller) Milieuverschiedenheit. Diese unumgängliche Komplikation beruht natürlich nicht auf wirklichen (objektiven), sondern nur auf methodischen (subjektiven) Unterschieden: für das betroffene Individuum ist es ganz gleich, ob es von einem speziell oder einem generell andersartigen Milieu beeinflusst ist. Nur der Grad unsrer Er-

kenntnis ist verschieden: im ersteren Fall wissen wir gar nicht, wie weit an der individuellen Gestaltung gerade das Milieu und welcher Faktor desselben schuld ist; nur im zweiten Fall, wenn also die Lebenslage der ganzen Kultur in einem bestimmten Sinne verändert ist, wissen wir, welchem Milieufaktor die Mehrzahl der Individuen ihre besondere Gestalt verdankt. Aber auch in diesem Falle gibt es viele Individuen, welche trotz generell gehobener Lebenslage (z. B. Düngung) es im speziellen ungünstig getroffen haben (z. B. durch Platzmangel). Durch alles das bekommt der Faktor Milieueinfluß in diesen Versuchen etwas Vages und Unzuverlässiges, das es begreifen läßt, wenn z. B. JOHANNSEN ihn bei seinen schönen Untersuchungen über Selektion in gemischten und reinen Populationen möglichst wenig (und dadurch wohl allzuwenig, vor allem nicht zahlenmäßig) in Rechnung gezogen hat.

Zusatz II: Zur Stoffwechselphysiologie der Cladoceren.  
(Zu S. 127.)

Die Schwankungen der Formreaktionen bilden ein außerordentlich kompliziertes, aber auch besonders reizvolles Kapitel, das nach der Bearbeitung mit physiologischen Methoden gebieterisch verlangt. Leider ist es mir bisher nicht gelungen, einen physiologisch-chemischen Mitarbeiter für diese Fragen zu gewinnen, der sich natürlich eine eigene Methodik für diese kleinen Geschöpfe schaffen müßte. Immerhin sind beliebige Quantitäten von Daphnien auf jedem einzelnen Stadium des Assimilationsprozesses zu haben, so daß ein vergleichendes Studium der einzelnen Etappen vom Hungerzustand bis zur Entfaltung der verschiedenen Assimilationstätigkeiten auch ohne mikrochemische Reaktionen möglich sein müßte. — Und selbst wenn es sich als zu schwierig erweisen sollte, den Chemismus der einzelnen, sich bekämpfenden Assimilationsprozesse bereits in Angriff zu nehmen, so ist doch unsre Kenntnis vom Stoffwechsel überhaupt bei diesen Tieren eine so geringe, daß uns jede genauere Untersuchung der hier stattfindenden Umsetzungen sowohl betreffs der Ernährung als der Atmung willkommen sein muß. Da wir nach meiner Algenmethode die Nahrung quantitativ und qualitativ analysieren können und da auch die Stoffwechselprodukte im Wasser der Kultur darinbleiben, so müßte eine chemische Bearbeitung doch möglich sein. Natürlich müßten die festen, gelösten und gasförmigen Stoffe gleichzeitig untersucht werden, da z. B. die Natur der Ausscheidungsstoffe von dem Gehalt des Wassers an Sauerstoff und Kohlensäure in hohem Maße abhängig zu sein scheint. Dr. LANGHANS (vgl. seinen Vortrag in diesen Verhandlungen) hat in fesselnder Weise dargelegt, wie die



Anhäufung von Stoffwechselprodukten schädigend auf die Vitalität der Daphnien einwirkt. Oft zeigte sich das auch in meinen Kulturen, sehr häufig aber trat keinerlei Schädigung ein, auch wenn die (»akklimatisierten«) Tiere in einer kleinen Tube in großer Zahl und in einzelnen Fällen über ein Jahr lang lebten. Ich vermute, daß es Unterschiede im Gehalt des Wassers an  $O$  und  $CO_2$  sind, welche bald eine schädigende Wirkung der Stoffwechselprodukte zulassen, bald nicht. Ganz besonders resistent sowohl gegen Anhäufung von Exkretstoffen als gegen  $O$ -Mangel und  $CO_2$ -Überschuß scheint *Daphnia magna* zu sein, aber nur unter gewissen Umständen, die wir noch nicht durchschauen. Im Warmhause in Lunz habe ich wiederholt Kulturen von *D. magna* gehabt, welche schließlich einen nicht nur »förmlichen«, sondern wirklichen Brei von Daphnia-♀ bildeten, derart, daß die Tiere sich nicht mehr frei bewegen konnten; jedes steckte eingekellt zwischen den andern. (Diese Anhäufung war entstanden teils durch die Vermehrung, teils dadurch, daß ich das Wasser verdunsten ließ.) Dabei gab es in dem noch vorhandenen Wasser keine Spur von Vegetation und die Tiere nährten sich von den aufgewirbelten Partikeln des bakterienreichen Schlammes, der den Boden bedeckte. Diese Kulturen gingen zum Teil in sexuelle Vermehrung über, zum Teil blieben sie aber auch wochenlang in schwacher parthenogenetischer Vermehrung (1—2 Eier). Von Degeneration konnte ich nichts bemerken. Woher beziehen diese Tiere den notwendigen Sauerstoff (bei ca. 20° Wassertemperatur!) und wie werden sie mit der produzierten Kohlensäure und den gelösten Abfallstoffen fertig?? Im allgemeinen ist *D. magna* recht empfindlich gegen die Wasserverschlechterung. Frisch gefangene Tiere, die man in größerer Anzahl in einer Glastube aufbewahrt, gehen oft in wenigen Stunden plötzlich zugrunde, offenbar an  $O$ -Mangel oder  $CO_2$ -Vergiftung; und KNÖRRICH<sup>1</sup> sowie LANGHANS (nach freundlicher Mitteilung) haben wiederholt beobachtet, daß solche Daphnien bei einem Gewitter plötzlich absterben. Der Stoffhaushalt der »akklimatisierten« Tiere muß wohl ein vollständig veränderter sein. Hoffentlich wird die Fortsetzung der interessanten Untersuchungen von LANGHANS über die Abfallstoffe uns einen physiologischen Einblick in diese Stoffwechselfragen gestatten. Und hoffentlich wird es seinen und meinen Mitteilungen gelingen, weitere Mitarbeiter, speziell für die chemische Seite der Probleme, zu gewinnen.

<sup>1</sup>) Plöner Forschungsberichte 1902.

Zusatz III: Mögliche Entstehungsweise von partiellen Veränderungen der Reaktionsnorm. (Zu S. 140.)

Nach meinen Versuchen über dauernde Einwirkung eines bestimmten Milieugrades stelle ich mir die Entstehung solcher »partieller Veränderungen der Reaktionsnorm« etwa folgendermaßen vor. Durch dauernde Einwirkung einer bestimmten Assimilationsintensität auf die Helmbildungszellen und die in ihnen liegende »Potenz« wird fortgesetzt eine der möglichen Reaktionsintensitäten realisiert; dieser Reaktionsablauf und sein Resultat: eine bestimmte Kopfhöhe, wird dadurch im Verlauf der Generationen zu einem »gewohnten«, während die andern möglichen Reaktionsabläufe um so mehr »ungewohnt« werden, je länger sie nicht realisiert werden. Wir können uns nun vorstellen, wie die »ungewohnten« Reaktionsintensitäten (= Kopfhöhen) allmählich etwas schwerer erzielt werden, als die »gewohnten«, d. h. nur noch auf Reize hin eintreten, welche gegenüber den ursprünglichen relativen Reizwerten ein wenig »übertrieben« sind. Demnach würden in solchem Falle besonders hohe Köpfe nur noch auf etwas größere Assimilationsgrade hin eintreten, als ursprünglich dazu nötig waren; und besonders niedrige Köpfe würden eventuell nur noch bei noch geringerer Ernährung, als die ursprünglich wirk-same, gebildet werden.

Man kann anderseits auch annehmen, daß der »gewohnte« Reaktionsablauf, welcher dem gebräuchlichen Nahrungsquantum und den sonstigen Milieuverhältnissen der betreffenden Lokalität entspricht, im Laufe der Zeit die Tendenz bekäme, leichter einzutreten, als die ungewohnten Reaktionsgrade. (So wie ein seit jeher wiederholter Assoziationsverlauf uns »geläufiger« wird als selten vorkommende Assoziationen.) Eine solche »leicht eintretende« Reaktion erfolgt dann auch auf Reize hin, welche nicht ganz den ursprünglichen Reizwert haben, d. h. die Helmhöhe und Helmform, auf deren Bildung der Organismus am meisten »eingefahren« ist, wird nun schon auf etwas geringere Nahrungsquantitäten hin gebildet, oder anderseits noch bei etwas größeren, als ursprünglich wirksam waren. Dabei summiert sich diese Veränderung in dem »gewohnten« Reaktionsablauf mit den vorher betrachteten Veränderungen der »ungewohnten« Reaktionen, und das Resultat ist eine fortschreitende Fixierung der dem gewohnten Milieu entsprechenden Helmbildung auch für andre Milieubedingungen. Im Verlauf eines solchen Fixierungsprozesses wird dann die Phänotypenkurve immer mehr die Form der Kurve *C* in Fig. 15 (Fixierung der niedrigen Kopfform infolge dauernder Unterernährung) oder der Kurve *A* (fortgeschrittene Fixierung hoher Kopf-formen infolge dauernd reichlicher Nahrung) annehmen.

#### Zusatz IV: Sexualität und Generationszyklen.

Für das in letzter Zeit wieder viel diskutierte Problem: Ursachen der Sexualdifferenzen und des sexuellen Zyklus der Daphnien, lassen sich aus den mitgeteilten Versuchen einige nicht unwesentliche Schlußfolgerungen ziehen.

Ich schicke zur Orientierung voraus, daß heute zwei Lager einander gegenüberstehen in diesen Fragen: auf der einen Seite die Schüler RICHARD HERTWIGS: ISSAKOWITSCH, POPOFF u. a. mit der Ansicht, daß die Sexualität der Daphnien normalerweise eine Folge der durch andauernde Parthenogenese veränderten Kernplasmarelation der Eizellen sei, oder aber der durch Nahrungsmangel bzw. sonstige Schädigung gestörten Kernplasmarelation. Daher die Bildung von Dauereiern nach längerer Parthenogenese sowie in Kälte- und Hungerkulturen.

Auf der andern Seite stehen KEILHACK, STROHL, KUTTNER u. a., welche im Anschluß an AUG. WEISMANN zeigen, daß der innere, vererbte, durch Anpassung entstandene Zyklus das Entscheidende ist.

Eine ausführliche Kritik der beiden Anschauungen und ihrer Begründung ist hier nicht meine Sache; ich stelle nur kurz zusammen, was sich in meinen Kulturen ergeben hat.

Danach verhält sich die Fähigkeit, parthenogenetische ♀-Eier zu produzieren, ganz ebenso wie diejenige, einen Helm oder eine Spina oder eine farbige Pigmentierung zu bilden, kurz wie die erbliche Potenz irgend eines andern morphologischen oder physiologischen Quantitativmerkmals.

Wie alle andern, so hat auch dieses Merkmal zweierlei Ursachen für seine spezifische Ausprägung: äußere Milieufaktoren und die innere, erbliche, spezifische Potenz. Wie bei der Entfaltung jedes Merkmals sehen wir auch hier bald die äußeren Faktoren, bald die inneren schließlich die Oberhand gewinnen.

Bei einer *Hyalodaphnia* (von Borsdorf) kann ich schließlich die innere sexuelle Tendenz durch noch so günstige Lebenslage nicht mehr zurückdrängen (S. 149); hier siegt die vererbte Tendenz.

Bei *Daphnia obtusa* (von Lunz) anderseits gelingt es ziemlich leicht, durch äußere Einwirkung die Parthenogenese ganz rein und anscheinend beliebig lange aufrecht zu erhalten (S. 146): hier siegen also die äußeren Faktoren.

Noch andre Formen kennen unter allen, auch ungünstigen Milieumständen nur noch parthenogenetische Vermehrung: hier ist dann wieder der Einfluß des Milieus gleich Null, und ebenso derjenige der fortgesetzten Parthenogenese; allein die innere Tendenz entscheidet.



Was ist nun aber das Wichtigere und Charakteristischere an der Cladoceren-Sexualität? Daß der Phänotypus dieses Merkmals von Milieuverhältnissen oft sehr weitgehend verändert werden kann (ISSAKOWITSCH)? Oder daß in der Ausbildung dieses Merkmals eine innere, zyklische Periodizität hervortritt, die stets genotypisch festgelegt ist und oft gegen alle äußeren Einflüsse sich durchsetzt (WEISMANN)?

Sicherlich enthüllt uns die letztere Beobachtung, WEISMANNs erbliche Generationszyklen also, am meisten das Wesen der Cladocerenfortpflanzung, während die Abhängigkeit des Phänotypus vom Milieu zwar ebenfalls eine Wahrheit darstellt, aber eine so sehr für alle Quantitativmerkmale giltige, daß wir deshalb ja den Ausdruck »Reaktionsnorm« einführen, um zu bezeichnen, was eigentlich das Genotypische an diesen Merkmalen ist.

Die Entdeckung anderseits jener inneren Periodizität verliert dadurch nichts an Bedeutung, daß wir speziell bei unsern Daphnien auch für andre Quantitativmerkmale etwas Ähnliches, wenn auch in geringerer Ausbildung fanden.

Die Hauptsache ist doch, daß der innere, vererbte Zyklus nunmehr als experimentell bewiesen gelten kann, nachdem v. SCHARFFENBERG und ich auch bei gleichbleibenden Milieubedingungen in unsern Kulturen ein gesetzmäßiges Anschwellen der sexuellen Tendenz antrafen, und zwar in mehreren spezifischen Formen, die mit den aus der Natur bekannten mono-, di- und polyzyklischen Fortpflanzungsweisen gut übereinstimmen.

Für das Verständnis des Mechanismus dieses Anschwellens (und Abschwellens: Dizyklië) werden uns hoffentlich die Veränderungen der Kernplasmarelation noch einmal gute Dienste leisten (wenn wir diese Veränderungen erst bei den verschiedenen Formen der Cladocerenfortpflanzung studiert haben werden).

Soviel wissen wir aber jetzt: daß dem zytologischen (hoffentlich sichtbar zu machenden) Mechanismus der Periodizität wirklich ein keimplasmatischer Rhythmus zugrunde liegt: die erblich fixierte Schwankung der Reaktionsnorm von einer Generation zur andern.

Also: es gibt doch Generationszyklen im Sinne WEISMANNs.

### Diskussion.

Herr ZIEGLER (Jena):

Die Untersuchungen WOLTERECKs stellen eine so feine Analyse der Arten dar und ermöglichen eine so eingehende Unterscheidung der nichterblichen Modifikationen und der erblichen Anlagen, wie sie bis jetzt auf zoologischem Gebiet nicht gemacht wurde. Forschungen,

wie sie JOHANNSEN und der Vortragende anstellten, geben der Vererbungslehre eine neue und sicherere Grundlage. Allerdings wird dadurch die Selektionslehre nicht verändert, denn diese beschäftigt sich nur mit der Auswahl unter den vorhandenen Rassen oder Unterarten, was ich vor Jahren einmal durch den Satz ausdrückte: *Nihil est in selectione, quod non fuerit in variatione*. Wie die Unterarten oder Lokalformen überhaupt auf äußere Einflüsse verschieden reagieren, so sind sie auch in verschiedenem Grade der Vernichtung ausgesetzt, wenn der Kampf ums Dasein schwerere Anforderungen an die Leistungsfähigkeit des Organismus stellt. Die Selektionslehre wird also durch die neueren Ergebnisse der Vererbungsforschung nicht erschüttert.

Herr SIMROTH (Leipzig)

weist darauf hin, daß das Grundparadigma für die Mutation, die in neue Elementararten zerfallende Familie der *Oenothera lamarckiana* nach dem von DE VRIES mitgeteilten Stammbaum deutlich für den Einfluß des Milieus spricht: Denn die sämtlichen neuen Formen treten auf oder schwellen an in den Jahren 1894—96, um dann wieder in auffälligster Weise zurückzutreten. Das deutet auf das Maximum der vorletzten Sonnenfleckperiode, womit eine Analyse des Milieus, — meteorische und elektrische Einflüsse — näher gerückt wäre. Leider weiß ich noch nicht, ob in der letzten Sonnenfleckperiode die Statistik fortgeführt worden ist. Hinweisen möchte ich noch auf die Möglichkeit, daß die Neigung der *Oenothera lamarckiana* zur Mutation mit der Rückwanderung der amerikanischen Pflanze unter den Schwingungskreis zusammenhängt.

Herr A. LANG (Zürich).

Herr WOLTERECK.

---

Vortrag des Herrn R. GOLDSCHMIDT (München):

### **Eischale, Dotterzellen und Hüllmembran der Trematoden.**

Der Vortrag soll an anderer Stelle veröffentlicht werden.

Herr BRESSLAU (Straßburg)

fragt an, ob der Herr Vortragende seine Angaben über die Bedeutung der Dotterzellen ganz allgemein auf alle Trematoden bezieht. An Präparaten von *Diplodiscus subclaratus* ist ihm bei den dotterzellenreichen, mit einer ganz dünnen Eischale versehenen Eiern ein Wachstum während der Entwicklung bisher nicht aufgefallen.

Herr GOLDSCHMIDT.

---

Vortrag des Herrn J. MEISENHEIMER (Marburg):

### Die Flügelregeneration bei Schmetterlingen.

(Mit Tafel IV und 2 Fig.)

Die Versuche, über welche ich hier berichten möchte, wurden erdacht und ausgeführt im engsten Zusammenhange mit meinen experimentellen Untersuchungen über die Differenzierung der Geschlechtscharaktere bei den Schmetterlingen. Indessen soll dieses letztere Problem heute in den Hintergrund treten, und dafür mögen jene neuen Versuche, aus ihrem ursprünglichen Zusammenhange losgelöst, eine selbständige Behandlung erfahren. Ihr Thema bildete das Regenerationsvermögen der Schmetterlingsflügel, ausgeführt wurden sie an Raupen des Schwammspinners (*Lymantria dispar*).

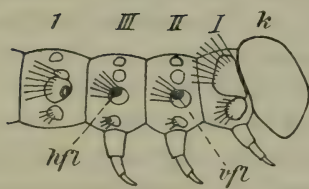


Fig. 1.

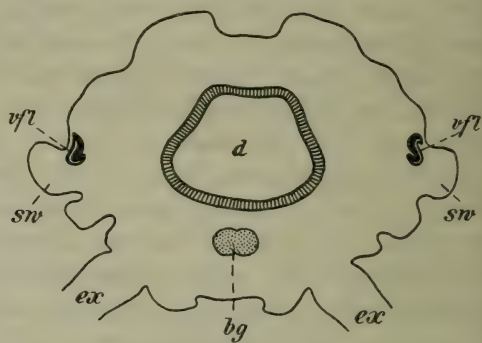


Fig. 2.

Fig. 1. Seitenansicht einer jungen Raupe von *Lymantria dispar* mit eingezeichneten Anlagen der Vorderflügel (*vfl*) und Hinterflügel (*hfl*). *k*, Kopfsegment; I—III, die drei Thorakalsegmente; I, erstes Abdominalsegment.

Fig. 2. Querschnitt durch das zweite Thorakalsegment einer auf dem vierten Raupenstadium stehenden Raupe von *Lymantria dispar*. *bg*, Bauchganglien; *d*, Darm; *ex*, Extremitäten; *sw*, Seitenwarzen; *vfl*, Anlagen der Vorderflügel.

Die Operationen bestanden in der Exstirpation der Flügelanlagen auf jungen Raupenstadien. Gelegentlich sind die Imaginalscheiben der Flügel im Inneren des Raupenkörpers zu beiden Seiten des 2. und 3. Thorakalsegments (vgl. Textfig. 1 *vfl* und *hfl*), am oberen Rande der Seitenwarzen. Sie sind hervorgegangen aus Einstülpungen des Ektoderms und stellen kleine Blättchen dar, welche sich der Körperwand nahe anlegen und dann aus zwei Schichten sich zusammensetzen (vgl. Textfig. 2, *vfl*). Die äußere Zellschicht wandelt sich unter starker Abflachung ihrer Zellelemente zu einer den Flügelkeim umschließenden vergänglichen Flügelscheide um, das innere Blatt dagegen verdickt sich sehr beträchtlich, faltet sich tief gegen die Flügelscheide vor und



liefert den eigentlichen Flügelkeim, zu dem Tracheen in besonderer Form herantreten. Um die 3. Häutung ist diese Flügelanlage mit einem Durchmesser von  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{2}$  mm genügend groß und deutlich geworden für systematisch durchgeführte Operationen. Letztere vollzog ich in der Weise, daß ich auf der rechten Seite der beiden hinteren Thorakalsegmente zwei Scherenschnitte anbrachte und die leicht erkennbaren Flügelblättchen herausnahm. Operiert wurde stets nur auf der rechten Seite und stets Vorder- und Hinterflügel zugleich. Die Wunden verheilen leicht, und es gelingt so unschwer, einen hohen Prozentsatz der operierten Tiere durchzubringen.

Zunächst wollen wir das Endresultat betrachten, d. h. die Zustände, wie sie durch diese Operationen am fertig ausgebildeten Falter hervorgerufen wurden. Es erscheinen diese Zustände ganz außerordentlich verschiedenartig, insofern sie alle Zwischenstufen von völlig fehlendem Regenerat bis zu fast vollendeter Neubildung darbieten<sup>1</sup>. Bei völlig fehlendem Regenerat findet sich an Stelle der Flügel eine kahle Längsnarbe an der rechten Seite des Thorax vor. Die nächste Stufe zeigt kurze stummelförmige Regenerate mit undeutlicher oder ganz fehlender Zeichnung und erst auf einer dritten Stufe tritt bei beträchtlicher Größenzunahme des Regenerats die Flügelzeichnung in ihren einzelnen Elementen erkennbar hervor. Und zwar tritt dann stets bereits die gesamte Flügelzeichnung auf, nur entsprechend der geringeren Größe des Flügels in allen ihren Teilen proportional verkleinert. Von dieser Stufe an läßt sich dann weiter durch alle nur denkbaren Übergänge hindurch eine Reihe stetig an Größe zunehmender Flügelregenerate aufstellen, bis diese endlich fast normalen Umfang erreichen. Aber für alle diese Regenerate gilt stets, daß die Verkleinerung der Neubildung in genau proportionalem Verhältnis jeden einzelnen kleinsten Abschnitt des Flügels, jedes Element seiner Zeichnung betrifft. Besonders klar läßt sich dieses letztere Verhalten bei zusammengelegten Flügeln demonstrieren und ich führe deshalb auf Taf. IV in den Figg. 1 und 2 einen männlichen und einen weiblichen Falter in diesem Zustande vor. Beim Männchen sind die vereinigten Querbinden II—IV am Regenerat stark nach der Flügelwurzel hin verschoben, und beim Weibchen stößt an der Berührungslinie der Hinterränder der beiderseitigen Vorderflügel die vierte Querbinde des Regenerats

<sup>1</sup> Im Vortrage wurden diese morphologischen Verhältnisse durch Lichtbilder erläutert, hier verweise ich auf die Photographien in meiner vorläufigen Mitteilung: Über Flügelregeneration bei Schmetterlingen, Zool. Anz. Bd. 33 (1908), sowie in meiner ausführlichen Publikation: Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung, Jena (Gustav Fischer) 1909.

mit der dritten des normalen linken Flügels zusammen. Die an den äußeren Umrissen ohne weiteres erkennbare Verkürzung des Regenerats ist also an jedem einzelnen Abschnitt seiner Fläche ausgeprägt.

Nicht immer sind die Regenerate vollständig regelmäßig und in gleichem Verhältnis an Vorder- und Hinterflügeln ausgebildet. In vereinzeltten Fällen wies das sonst vollkommene Regenerat Substanzdefekte am Rande in Form von Einkerbungen auf, wie es Fig. 3 von einem Männchen zeigt. Häufiger waren Vorder- und Hinterflügel ungleich stark regeneriert, wie beispielsweise in Fig. 4, wo der Hinterflügel bis auf einige rundliche Löcher fast völlig neugebildet ist, während der Vorderflügel sich durch eine beträchtliche Verschmälerung auszeichnet. Ein sehr viel stärkeres Mißverhältnis in der Ausbildung von Vorder- und Hinterflügel zeigt Fig. 5, wo bei nahezu vollständigem Hinterflügel der Vorderflügel fast stummelförmig sich darstellt. Das Verhältnis kann sich auch umkehren, es kann der Vorderflügel groß, der Hinterflügel klein sein, so zeigt es Fig. 6. Und dies führt uns dann schließlich zu dem Extrem über, daß nur der eine Flügel regenerierte, die Neubildung des zweiten dagegen völlig unterblieb, ein Beispiel hierfür bietet das letzte Bild von Fig. 7. Doch sei bemerkt, daß solche Fälle eines stärkeren Mißverhältnisses in der Regeneratbildung von Vorder- und Hinterflügeln nur selten sind.

Prüfen wir nun weiter etwas näher die Bedingungen, unter denen die Regeneration eines Schmetterlingsflügels sich vollzieht. Der auslösende Reiz wird naturgemäß gegeben durch die Ausführung der Operation, durch die Entnahme von Teilen des Organismus, wodurch die bestehende Korrelation aller Teile gestört und ein Reizzustand hervorgerufen wird. Auf diesen Reiz reagiert der Organismus mit dem Bestreben, die verlorenen Teile wieder zu ersetzen, das frühere Gleichgewicht wieder herzustellen. Und zwar konzentriert sich dieses Bestreben auf die durch die Operation geschaffene Wundstelle, in ihr vereinigen sich die durch den Reiz erweckten, bisher latenten Kräfte und offenbaren sich schließlich in der Produktion einer Neubildung.

Das Wirksamwerden dieser inneren Kräfte ist nun von verschiedenen Faktoren abhängig. Zunächst von dem Altersstadium der Raupe zur Zeit der Ausführung der Operation. Bis zum vierten Raupenstadium ist dieses Wirksamwerden ein fast uneingeschränktes auf dem fünften ist es schon fast völlig zum Stillstand gekommen und während der Puppenperiode finden niemals mehr Regenerationsprozesse statt. Mit Beginn des Puppenstadiums ist sogar stets das



zukünftige Regenerat schon in allen seinen Teilen und seinen Größenverhältnissen fixiert, zum mindesten habe ich nie beobachtet, daß eine Puppe ein ausgebildeteres Regenerat geliefert hätte, als es nach dem Zustand der Flügelscheiden der betreffenden Puppe zu erwarten war. Es ist dies eigentlich recht auffallend, da man annehmen sollte, daß die eingreifenden inneren Umgestaltungen, wie sie grade während der Puppenperiode sich vollziehen, für eine etwaige Neu- und Weiterbildung von Flügelregeneraten besonders günstigen Boden schaffen müßten.

Daneben existiert aber nun ein zweiter Faktor, von welchem das Zustandekommen des Flügelregenerats sowie die Höhe seiner Ausbildung in stärkerem Maße abhängig ist als von dem Alter der Raupe im allgemeinen. Dieser Faktor wird gebildet durch die Länge der individuellen Lebensdauer der Raupe nach vollzogener Operation. Als Beispiel und zur näheren Erläuterung wähle ich eine meiner Versuchsreihen heraus. Am 12.—14. Juni 1908 nahm ich die Flügelexstirpation an insgesamt 116 Raupen vor, die alle auf dem genau gleichen Altersstadium nach der 3. Häutung standen. Infolge der operativen Eingriffe — es wurden von diesen Raupen 31 geschlechtlich normal gelassen, 41 wurden gleichzeitig kastriert und 44 männlichen Raupen wurden zugleich nach vorausgegangener Kastration Ovarialanlagen eingepflanzt — zeigte sich die Entwicklungsdauer der einzelnen Raupen ganz außerordentlich verschieden beeinflußt, sodaß der erste Falter bereits am 18. Juli, die letzten erst am 24. August erschienen. Und weiter war hinsichtlich der Regeneratgröße der Flügel das auffällige Ergebnis festzustellen, daß von den insgesamt 80 Faltern, welche mir diese Operationsreihe ergab, die dreißig ersten, welche vom 18.—28. Juli schlüpften, zum meist völlig fehlendes oder ganz rudimentäres Flügelregenerat aufwiesen, daß dann fernerhin die nächsten zwanzig Falter (vom 28. Juli bis 4. August) Regenerate mittlerer Größe besaßen, während von den dreißig zuletzt ausgekrochenen Faltern nicht weniger als fünfundzwanzig eine fast vollkommene Neubildung an Vorder- wie Hinterflügel darboten. Je länger sich also innerhalb einer Operationsreihe die Entwicklungsdauer einer Raupe nach vollzogener Operation ausdehnte, um so vollkommener fiel das Flügelregenerat aus. Dieser Schluß wird von allen meinen Operationsreihen bestätigt<sup>1</sup>.

Wir wollen nun versuchen, durch eine Analyse des Regenerations-

---

<sup>1</sup> Die tabellarischen Belege sind in meiner oben zitierten ausführlichen Publikation enthalten.



verlaufs diesen eigenartigen Erscheinungen etwas näher zu treten. Wie besonders DRIESCH in seinen »Organischen Regulationen« (1901) klar auseinander gehalten hat, müssen wir verschiedene Phasen im Verlaufe einer Regeneration unterscheiden. In einer ersten Phase vollzieht sich die Ausbildung der Anlage. Dieselbe äußert sich in Zellteilung und Wachstum und liefert stets ein indifferentes, äußerlich formloses Material von Zellen, deren Komplex in seiner Gesamtheit eine bestimmte prospektive Potenz besitzt. Eine zweite Phase liefert unter reinen Differenzierungsprozessen die Ausgestaltung dieser noch undifferenzierten Anlage. Und eine dritte Phase stellt dann endlich unter reinen Wachstumserscheinungen die normale Größe her. Es scheint nun für die Regeneration des Schmetterlingsflügels von ausschlaggebender Bedeutung die Zeitdauer zu sein, welche den beiden ersten Phasen von einem ruhenden, in der Gesamtentwicklung nicht fortschreitenden Organismus dargeboten wird. Ich muß dies etwas näher auseinander setzen. Die bis zu mehreren Wochen betragende Differenz in der zeitlichen Dauer der Metamorphose gleichzeitig operierter gleichaltriger Raupen beruht in allererster Linie darauf, daß unmittelbar nach der Operation ein Stillstand in der Metamorphose eintritt, während welcher Zeit die Raupen unter Sistierung des Wachstums keine oder nur sehr wenig Nahrung zu sich nehmen. Häufig gehen sie dann noch nach langer Zeit schließlich zugrunde, während anderseits das Überwinden dieser Krisis ein sicheres Zeichen der Genesung und Erholung ist. Während eben dieser fast stillstehenden Entwicklung nun müssen wir annehmen, finden Ausbildung und Differenzierung der Neuanlage die günstigsten Bedingungen für ihre Betätigung, vielleicht unter dem Einfluß erhöhter Zufuhr von Nahrungsstoffen. Wird eine solche Zeit ihnen nicht geboten, so unterbleibt die Regeneration vollständig; so geschah es bei allen Raupen, welche sich unmittelbar nach der Operation weiter entwickelten und also die zuerst geschlüpften Falter lieferten. Von ihnen wies keiner ein Flügelregenerat auf.

Und nun können wir stufenweise verfolgen, wie mit länger dauernder Ruheperiode das Regenerat vervollkommneter erscheint. War die Ruhezeit nur kurz, so war wohl Gelegenheit geboten, die eigentliche Anlage noch zur Ausbildung zu bringen, es blieb aber keine Zeit mehr zur Betätigung der darauf folgenden Differenzierungsprozesse, die Folgen äußern sich am definitiven Falter im Auftreten stummelförmiger Flügelanhänge ohne präzise Form und Zeichnung. Nach einer bestimmten Zeit — es mag sich um etwa 8 bis 10 Tage handeln — sind Anlage und innere spezifische Differenzierung vollendet und nunmehr kann bei einsetzender Weiter-

führung der Metamorphose diese in sich bereits völlig differenzierte Anlage in Korrelation mit der Weiterbildung der übrigen Körperteile durch Wachstum dem Zustand normaler Flügelbildung und Flügelgröße entgegengeführt werden. Und immer noch tritt die Abhängigkeit von jener Ruheperiode hervor. War dieselbe von kürzerer Dauer, so mußte die fortschreitende Entwicklung eine verhältnismäßig kleine Neuanlage übernehmen, klein fiel dann auch das definitive Flügelregenerat aus. Je länger anderseits die Ruheperiode andauerte, um so mehr konnte sich die Neuanlage dem Zustande nähern, wie er zur Zeit der Operation selbst bestanden hatte, um so mehr nähert sich dann auch das Endprodukt dem normalen Zustand des Falters. Daß die dritte Phase des Wachstums stets schon eine innerlich durchaus vollendete Anlage übernimmt, das geht mit Sicherheit aus dem Umstande hervor, daß alle die verschiedenen Größenstufen der Regenerate stets einen vollständigen Flügel darstellen, der eben nur in allen seinen Teilen verkleinert erscheint. Eine derartige, in allen Teilen proportional verkleinerte Neubildung findet allein darin ihre Erklärung, daß die Wachstumsperiode in gleichmäßiger Wirkung auf jedes einzelne Teilchen einer bereits völlig differenzierten Anlage wirken konnte. Um den Gegensatz hervorzuheben, so ist es also ausgeschlossen, daß die Ausbildung des neuen Flügels sich etwa unter allmählichem Hervorwachsen der apikalen Teile aus einem basalen Stumpfe vollzog.

Mit Beginn der Puppenperiode sind auch die dem Regenerat als solchem eigenen Wachstumsvorgänge abgeschlossen, und es vollzieht sich nun nur noch die äußere histologische Ausgestaltung des neuen Flügels in derselben Weise wie am normalen Flügel.

Gegenüber den soeben erörterten Faktoren tritt die Bedeutung des bei der Operation zurückgebliebenen Stumpfes der alten Flügelanlage ganz zurück, wenn wir davon absehen, daß in ihm der Ausgangspunkt der neuen Anlage gegeben ist. Auf keinen Fall kann zum wenigsten die so sehr verschiedene Ausbildungshöhe der Regenerate auf einen größeren oder geringeren zurückgebliebenen Rest der alten Anlage zurückgeführt werden, da in einem solchen Falle die wechselnden Größenverhältnisse in durchaus regelloser Folge auftreten müßten, was, wie wir eben ausführlich erörtert haben, in keiner Weise den Tatsachen entspricht. Daß aber doch zuweilen auch dieser Stumpf von Einfluß auf die Größe des Regenerats sein kann, das ergibt sich aus den, übrigens nicht häufigen, Fällen, wo an demselben Individuum der eine der beiden exstirpierten Flügel sehr stark, der andre dagegen nur schwach oder gar nicht regeneriert war (vgl. besonders Fig. 5—7 der Tafel IV). Da die allgemei-



nen Bedingungen für die Regeneration auch hier an Vorder- und Hinterflügel genau die gleichen sein mußten, so kann das Ausbleiben der Regeneration an einem der beiden Flügel nur dadurch erklärt werden, daß eben die ursprüngliche Anlage so vollständig entfernt wurde, daß an der Wundstelle nicht mehr genügendes Zellenmaterial zurückblieb, um eine erfolgreiche Regeneration in die Wege zu leiten. Wie es ja eine auch sonst nicht selten beobachtete Tatsache ist, daß die Regenerationsfähigkeit bei einer gewissen Minimalgröße des Gewebekomplexes, von dem die Regeneration ausgehen soll, halt macht.

Dies wäre das wesentlichste von dem, was ich über die Faktoren zu sagen hätte, von welchen die Regeneration der Schmetterlingsflügel abhängt. Hinweisen möchte ich nun ferner noch auf eine allgemeine Bedeutung meiner Versuche in einem andern Zusammenhange. Die hier vorgebrachten Tatsachen der Flügelregeneration bieten nämlich ein gewichtiges Beweismaterial gegen die Anschauung, welche in der Regenerationsfähigkeit eine Anpassungserscheinung des Organismus gegenüber der Außenwelt erblickt. Die Imaginalscheiben der Flügel liegen völlig im Inneren des Raupenkörpers verborgen; für die ganze Zeit, wo überhaupt Regenerationsfähigkeit für sie besteht, sind sie also wohl kaum Verletzungen ausgesetzt, welche etwa sie allein betreffen und nicht zugleich für den ganzen Organismus vernichtend wirken müßten, ganz zu schweigen von einem so häufigen Auftreten derartiger Verletzungen, daß sie in dem Organismus das für ihn vorteilhafte Bestreben fixieren könnten, die verlorenen Teile wiederherzustellen. Mir scheint dieser Fall in mancherlei Hinsicht noch beweisender zu sein, als die gewöhnlich gegen jene Annahme ins Feld geführte Regeneration innerer Organe, da diese doch immerhin der schädigenden Wirkung sehr verschiedenartiger Krankheitserreger ausgesetzt sein können.

Ein Vergleich mit andern Erscheinungen vermag unsre Auffassung in ein noch klareres Licht zu setzen. Die Regenerationsvorgänge, wie wir sie in der Flügelneubildung kennen lernten, müssen eigentlich als embryonale Regenerationerscheinungen bezeichnet werden, da ja nicht ein fertiges Organ entfernt und wieder ersetzt wurde, sondern eine äußerlich noch durchaus undifferenzierte Anlage extirpiert und neu aufgebaut wurde. Es liegen die Verhältnisse hier ähnlich wie bei jenen Vorgängen, wo — wie bei der Seeigelgastrula — der basale Rest einer ihres apikalen Endabschnittes beraubten Entodermeinstülpung neue Vasoperitonealblasen auszubilden vermag, oder wo ein Bruchteil einer Blastula eine volle Gastrula aus sich hervorgehen lassen kann. Der Unterschied zwischen diesen



Vorgängen ist nur ein gradueller, insbesondere ausgeprägt durch eine fortschreitende Beschränkung der prospektiven Potenz. Und wie in den angeführten Fällen wohl kaum jemand an Anpassungserscheinungen denken wird, vielmehr die Annahme einer primären, dem Organismus eigenen und durch die Operation ausgelösten Regenerationskraft hier zur Notwendigkeit wird, so kann auch die Regeneration der Flügelimaginalscheiben nur auf die Manifestierung einer solchen primären Eigenschaft der lebendigen Substanz zurückgeführt werden<sup>1</sup>.

Zum Schlusse möchte ich endlich noch mit einigen Worten auf die Absicht zu sprechen kommen, in welcher diese Versuche überhaupt unternommen wurden. Durch meine Untersuchungen der letzten Jahre glaube ich sicher festgestellt zu haben, daß bei den Schmetterlingen ein Einfluß der primären Geschlechtsdrüsen auf die ontogenetische Differenzierung der sekundären Geschlechtscharaktere nicht besteht. Erwiesen sich somit die ontogenetischen Prozesse der sekundären Merkmale derart fest fixiert, daß die Geschlechtsdrüsen ihnen gegenüber gewissermaßen machtlos waren, so schien die einzige Möglichkeit, auf dem bisher beschrittenen Wege tiefer in das Problem einzudringen, durch den Versuch gegeben, die Kontinuität in der Entwicklung eines sekundären Geschlechtscharakters zu unterbrechen, eine Neubildung an Stelle der alten Anlage zu setzen und hierauf nun die Einflüsse der Kastration und Ovarialtransplantation einwirken zu lassen. Zu diesen Versuchen wählte ich dann die Schmetterlingsflügel aus.

Hinsichtlich der Ergebnisse kann ich mich kurz fassen. Wurden Geschlechtsdrüsen und Flügelanlagen zugleich entfernt, so waren die Folgeerscheinungen der Operation für beide Organanlagen verschieden. Die Geschlechtsdrüsen wurden nicht wieder ersetzt, an Stelle der ursprünglichen Flügelimaginalscheiben traten Neubildungen. Diese letzteren entbehrten also während ihres ganzen Entwicklungsverlaufes jeglicher Einwirkung der homologen Geschlechtsdrüse, ihr ursprünglicher Geschlechtscharakter blieb trotzdem völlig unverändert. — Bei der mit Ovarialtransplantation in männliche Raupen verbundenen Flügelregeneration fand eine Weiterbildung der Ovarien, eine Neubildung der Flügel statt. Es mußte sich also die gesamte Entwicklung der männlichen Flügelregenerate bei Gegenwart weiblicher Geschlechtsdrüsen vollziehen; mit dem Ergebnis, daß der ursprünglich männliche Typus des exstirpierten Flügels im Regenerat wieder voll ausgebildet zum Vorschein kam. Die Ge-

<sup>1</sup> Die gleiche Auffassung hegt KAMMERER hinsichtlich der Regenerationsfähigkeit des Dipterenflügels (Arch. Entwicklungsmech. Org. 25. Bd. 1908).

schlechtsdrüse vermochte also auch hier keinerlei Einfluß auf die Differenzierung der Geschlechtscharaktere auszuüben, und damit erfahren meine früheren Ergebnisse eine wesentliche Ergänzung und die aus ihnen gezogenen Schlüsse eine wichtige Bestätigung.

### Diskussion.

Herr SPENGEL (Gießen):

fragt, ob Vortragender bei seinen Versuchen auch Mehrfachbildungen erhalten habe. Auf dessen Erwiderung, das sei niemals der Fall gewesen, gedenkt er eines ihm durch Herrn Prof. STANDFUSS in Zürich zugegangenen Exemplares von *Papilio machaon*, das eine solche Erscheinung zeigt. Am Vorderrande des linken Vorderflügels befindet sich ein kleiner überzähliger Vorderflügel, der nach der Flügelzeichnung sowohl vorn wie hinten einen Vorderrand besitzt. An die anwesenden Kollegen richtet Sp. die Frage, ob es ihnen möglich sei, eine Erklärung dieser eigenartigen Bildung zu geben.

Herr STEINMANN (Basel):

Vielleicht ist die von Herrn Prof. SPENGEL beschriebene Doppelbildung auf eine Trennung der Flügelanlage in zwei Teile zurückzuführen. Die symmetrische Anordnung der Zeichnung um die Trennungsfurche findet vielleicht eine Parallele in der Augenregeneration von *Cione* bei horizontalem Einschnitt, indem auch hier sich an beiden Schnittträgern Augen bilden.

Herr BOVERI (Würzburg).

Herr ECKSTEIN (Eberswalde):

Bei mehrjährigen Zuchtversuchen, die ich mit dem Kiefernspinner, *Lasiocampa pini*, anstellte, habe ich beobachtet, daß Flügelmißbildungen vorkommen, zu deren Erklärung ich die vorhin demonstrierten Bilder hätte benutzen können. Meist sind die abnormen Flügel — beide, oder nur der obere oder nur der untere — einseitig verkürzt, verkümmert oder ganz geschwunden, selten ist dies der Fall für den einen rechten und den andern linken. Die Raupen sind aus dem Ei gezogen oder auch gefangen worden; äußere Verletzungen haben nicht stattgefunden, so daß die Mißbildungen auf gewisse im Jugendstadium eingetretene Störungen und spätere Regeneration zurückzuführen wären.

Herr MEISENHEIMER (Marburg):

Diese Erscheinungen bedürfen nicht der Annahme wirklicher Regenerationsvorgänge, es genügt zu ihrer Erklärung die einfache Annahme beschränkter Wachstumsprozesse auf die bereits differenzierte Flügelanlage.

---

Vortrag des Herrn OTTO MAAS (München).

### Zur Entwicklung der Tetractinelliden.

Die Metamorphose von *Plakina monolopha*.

(Mit 11 Figuren.)

Die letzten Jahre haben auf dem Gebiet der Spongienentwicklung weniger tatsächliche Arbeiten als rein theoretische Erörterungen gebracht. Namentlich von Seite belgischer Zoologen sind solche veranlaßt worden durch eine Diskussion »über die Charaktere und die Stellung der Spongien« in der Société Roy. Zoologique et Malacologique de Belgique, wobei auch auswärtige Fachleute, wenigstens brieflich, zu Gehör gelangten (1907). An gleicher Stelle hat ferner jüngst LAMEERE (1908), ohne neue Tatsachen vorzubringen, sehr ausführliche Spekulationen über die Phylogenie der Spongien vorgebracht, insbesondere über die interessante Möglichkeit, daß der Protozoenvorfahr der Spongien bereits sessil gewesen sei.

Es scheint demnach die Meinung der Theoretiker zu sein — und sie ist auch wirklich von ihnen ausgesprochen worden —, daß das Tatsachenmaterial auf diesem Gebiete genügend geklärt und reif sei, um ohne ergänzende Untersuchungen zu einem Urteil zu kommen. Die Spongiologen selbst, die mehr anatomisch-histologisch gearbeitet haben, sind durchaus zurückhaltend oder direkt Agnostiker (s. VOSMAER 1898 und 1907), auch diejenigen, die mehr embryologisch gearbeitet und verglichen haben, sind trotz ihrer Versuche zu einheitlicher Darstellung sich wohl bewußt, welche Lücken in der Kenntnis der Embryologie gerade bei den primitiveren Schwammgruppen bestehen.

Es geht wohl aus einer zusammenfassenden Darstellung hervor (s. MAAS 1898), daß bei allen näher untersuchten Schwammformen aus den verschiedenartigsten Gruppen insofern eine Übereinstimmung herrscht, als jeweils eine zweischichtige Larve, bestehend aus Geißelzellen und aus mehr oder minder differenzierten Körnerzellen erreicht wird, und daß die Geißelzellen nach der Metamorphose durch Einstülpung bzw. Umkrepelung zur Auskleidung der Geißelkammern, die Körnerzellen für Haut und Skelet, und auch zur Auskleidung der ein- und ausführenden Räume verwendet werden. Diese Zweischichtigkeit wird aber in einzelnen Systemgruppen auf sehr verschiedene Weise erreicht, und nicht nur über die Frage der Homologisierung dieser zwei Schichten mit den Keimblättern der Metazoen kann man verschiedener Meinung sein (s. MAAS l. c. u. 1893, MINCHIN 1897, DELAGE 1898), sondern auch über das Verhältnis dieser zwei Schichten zu einander.



Dies ist besonders aus der interessanten Darstellung MINCHINS ersichtlich, die zum Ausgangspunkt des Vergleichs die primitiven Kalkschwämme auf Grund neuer eigener Untersuchungen macht (1896 und 1900). Dort (*Clathrina blanca*) ist eine fast gänzlich aus Geißelzellen bestehende hohle Larve typisch, die nur an ihrem Hinterende einige abgerundete, körnige Archaeocyten trägt; die eigentlichen Körnerzellen aber, die das Innere der Larve später ausfüllen und nach der Metamorphose zum Dermal- und Skelettlager des Schwammes werden, entstehen während des Larvenlebens auf Kosten der Geißelzellen durch deren Umwandlung und Austreten aus dem epithelialen Verband des Geißelzellenlagers. Bei den Kieselschwämmen, spez. den Cornacuspungien, ist aber die Herkunft der Körnerzellen eine andre; aus dem gefurchten Material differenzieren sich zuerst die zukünftigen Geißelzellen, und dann nicht aus diesen, sondern aus dem übrigbleibenden indifferenten Zellmaterial die Körnerzellen für Epithel und Spicula, die mit den noch verbleibenden Archaeocyten eine einbeitliche Zellschicht bilden. Hier entstehen also die Dermal- und Skeletschicht nicht auf Kosten der Geißelzellenschicht, sondern stehen zu ihr in einem genetischen und topographischen Gegensatz.

Die entsprechend gelagerte körnige Zellschicht der *Sycon*-Amphiblastula ist von mir ohne weiteres mit dieser inneren hinteren Masse der Kieselschwammlarven homologisiert worden, um so mehr, als sie außer Archaeocyten ebenfalls die künftige Dermal- und Skelettlage enthält. MINCHIN jedoch sucht sie an die primitiven Kalkschwämme anzuknüpfen; es sind nach ihm schon in der frühen Larve zweierlei Körnerzellen vorhanden, die einen wirkliche Archaeocyten, die andern für das Dermal- und Skelettlager; diese letzteren sollen hier aber nicht aus den Archaeocyten, sondern durch Umwandlung an Geißelzellen gebildet werden wie bei Asconen. Dies ist jedoch von MINCHIN nicht direkt beobachtet worden, sondern nach Bildern, spez. von BARROIS, und nach Analogie mit der *Leucosolenia*-Amphiblastula vermutet; auch müßte hier die Umwandlung nicht im freien Larvenleben, sondern schon im mütterlichen Körper stattfinden, noch ehe die Geißelzellen richtig ausgebildet sind, funktionieren.

Es fragt sich, ob ein solcher Gegensatz (Körnerzellen aus Archaeocyten oder Körnerzellen aus umgewandelten Geißelzellen) aufrecht zu erhalten ist; denn die letzteren gehen doch auch aus Archaeocyten hervor; es spitzt sich dies schließlich auf die rein theoretische Frage zu, was ursprünglicher ist, die Archaeocyte oder die Geißelzelle (s. u.). Jedenfalls sind es aber nicht nur bei den Kalkschwämmen die primitiveren Formen, die eine derartige Hohl-

blastula mit späterer Umwandlung der Geißelzellen zeigen, sondern es kommen auch bei den einfach gebauten Non-Calcareaderartige Larven vor. Bei der skeletlosen *Oscarella* erfolgt an der Blastula im Larvenleben eine allmähliche Umbildung und Granulierung der Zellen der einen Hälfte, so daß auch hier eine »Amphiblastula« mit einigen Zellen im Innern entsteht, deren Homologisierung mit der Larve der übrigen Schwämme keine Schwierigkeiten bietet (s. MAAS 1898 a). Ferner ist die Larve von *Plakina*, einem Schwamm, der nach F. E. SCHULZES Entdeckung und grundlegender Beschreibung entschieden einen primitiven Tetractinellidentypus darstellt, ebenfalls eine solche, sich im Larvenleben verändernde Blastosphaera (s. F. E. SCHULZE, 1880, S. 416). Ich habe es früher versucht, die von F. E. SCHULZE beobachteten Umwandlungsstadien, zwischen denen größere zeitliche Lücken bestehen, im Sinne meiner Auffassung von der Homologie der Larvenschichten zu deuten (MAAS 1893, S. 423). Doch bleibt eine derartige Umdeutung stets problematisch, so lange nicht vom gleichen Objekt Vergleichsmaterial vorliegt.

Ich war daher seit längerer Zeit bemüht, die Metamorphose von *Plakina*, speziell *Pl. monolopha*, zu verfolgen, begegnete aber hier großen Schwierigkeiten, da der erwachsene Schwamm nur sporadische Verbreitung zu haben scheint, trotz gelegentlichen — wie ich mich seitdem überzeugt habe — lokal ganz gehäuftem Vorkommens und da er nur eine unscheinbare flache Kruste darstellt, die Fischer und Zoologen von der gewöhnlichen *Reniera* und andern flach inkrustierenden Formen schwer unterscheiden. In Neapel habe ich den Schwamm trotz mehrfachen Aufenthalts und Suchens nicht erhalten können; auch sonst sind dort, soviel mir bekannt, seit den von SCHULZE verzeichneten Stücken, keine Exemplare gefunden worden. In Rovigno erhielt ich im Herbst 1897 drei kleine lebende Stückchen durch Herrn KOSSEL, der aber die Fundplätze nicht angeben wollte; diese enthielten leider keine Spur von Geschlechtsprodukten. In Triest, von woher SCHULZE das Gros seines Materials erhalten hatte, war der Schwamm »verschollen«. Ich begann mit der tatkräftigen Unterstützung von Prof. CORI in Triest im Frühjahr 1905 meine eignen Nachforschungen, mußte mich aber bald überzeugen, daß der Schwamm an den früheren Fundplätzen am Leuchtturm nicht mehr vorkam; dort haben sich überhaupt die biologischen Verhältnisse durch die Hafenbauten sehr geändert. Dagegen gelang es mir, in einigen km Entfernung bei Punta sottile in klarem Wasser einige unscheinbare Krusten zu erhalten, die aber wieder, trotz der entgegengesetzten Jahreszeit, keine reifen Geschlechtsprodukte zeigten, sondern nur Ureier. Im Herbst 1908 erhielt ich endlich an dieser Fundstelle, indem ich wöchentlich mehrmals selbst hinausfuhr und die Unterseite der heraufgeholtten Steine absuchte, eine größere Anzahl von ausgedehnten Krusten, die ihre rosa Lärven schon von außen erkennen ließen und in der Tat dann zum Ausschwärmen im Aquarium brachten. Auch konnte bei Miramar eine weitere Fundstätte festgestellt werden. Herrn Prof. CORI bin ich für seine andauernde liebenswürdige Unterstützung sehr verbunden und möchte ihm auch an dieser Stelle meinen herzlichen Dank abstatten.



Die von mir im Triester Aquarium erhaltenen *Plakina*-Larven wurden teils in besonderen Zuchtgläsern in Kühlung, teils in großen flachen Schalen mit den mütterlichen Schwämmen zusammen so lange wie möglich lebend beobachtet. Dabei gelang es mir, in einigen wenigen Fällen den Moment des Festsetzens selbst zu erhaschen, und ferner verschiedene Exemplare noch längere Zeit nach der Metamorphose bis zur Bildung von Nadeln und Kammerräumen zu bringen. Ferner wurden solche und noch frühere festsitzende Stadien ohne richtiges Hohlräumssystem mit verschiedenen Reagenzien (Osmium, Flemming-Gemisch, Formol usw.) konserviert und nach Carminfärbung geschnitten, ebenso wie die mütterlichen, noch im Boot fixierten Schwämme mit den im Gewebe und in den Hohlräumen enthaltenen Larven. Es ist begreiflicherweise nur wenig, was ich zur Ergänzung eines Beobachters wie F. E. SCHULZE bieten kann, durch die zufällige Gunst des Materials und bezieht sich zunächst auf die Ausfüllung einiger zeitlicher Lücken, sodann auf Dinge, auf die damals, wegen der erst seitdem erfolgten Problemstellung gar nicht geachtet werden konnte, wie Archaeocyten, Inversion der Schichten, und im Zusammenhang damit auf eine andre Deutung seiner Bilder.

Für die nähere Kenntnis der ausschwärmenden Blastophaeralarve seien unter Hinweis auf die sorgfältige Beschreibung F. E. SCHULZES (l. c. S. 416) einige Punkte besonders hervorgehoben, bzw. hinzugefügt. Trotz ihrer äußerlichen Heteropolie, die sich in viel stärkerer Pigmentierung des hinteren Pols, und der breiteren Form des vorderen ausspricht, erweist sich die Larve, wie Zupf- und Druckpräparate vom lebenden, sowie Schnittpräparate des konservierten Materials in Übereinstimmung mit SCHULZE erweisen, aus gleichartigen Zellen in ihrer ganzen Peripherie zusammengesetzt, sehr schmalen prismatischen Elementen, deren stäbchenförmiger Kern am freien Ende liegt. Ein Größen- oder Breitenunterschied der Zellen an beiden äußerlich so verschiedenen Polen ist bei der frisch ausgeschlüpften Larve kaum wahrzunehmen; die Verschiedenheit in den Geißeln rührt von der Bewegung her, die am hinteren Ende leicht eine Schopfbildung, am vorderen ein Auseinanderweichen verursacht. Außer diesen Zellen finde ich aber in der Tiefe des Epithels, an, aber nicht in der Höhlung, gelegentlich andre Elemente (Fig. 1) mit einem viel größeren, runden bzw. bläschenförmigen Kern, wie ihn die Blastomeren haben, manchmal auch in Karyokinese. Mit Geißelepithelzellen, deren Kerne später herunterrücken (s. u.), sind diese besonderen Elemente nicht zu verwechseln; sie leiten sich vielmehr von Zellen ab, die bei der embryonalen Ausbildung des Epithels und der Aufblähung des Larvenhohlraums in der Tiefe zurück-



geblieben sind, wie frühere Studien erweisen. Normalerweise schmiegen sie sich mit unregelmäßiger Form zwischen die inneren Enden der Geißelzellen; ausnahmsweise können sie in ihrer Ausbildung noch etwas mehr blastomerenartig und dotterhaltig zurückgeblieben sein, wenn das Geißelepithel schon seine Anordnung für das Ausschwärmen zeigt (Fig. 2), und heben sich dann von diesem nach der Höhle zu scharf ab. Ich möchte diese Zellen mit den sonst beschriebenen Archaeocyten vergleichen; sie können an jeder Stelle des inneren Epithelrandes liegen; eine Bevorzugung des einen oder andern Pols habe ich nicht feststellen können.

Auf Zellen, die follikelartig, außen über dem Geißellager zu erkennen sind, so lange sich die Larve noch im mütterlichen Körper befindet, (und manchmal noch später in Resten) wird bei einer be-

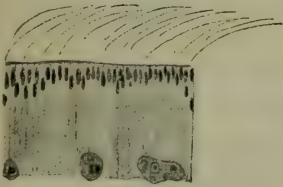


Fig. 1.

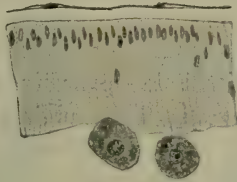


Fig. 2.

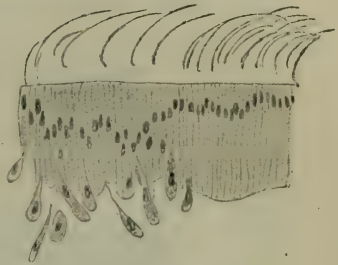


Fig. 3.

Fig. 1. Schnittstück durch die Randpartie einer frei schwärmenden Larve mit einigen Archaeocyten zwischen den Basen der Geißelzellen.

Fig. 2. Schnittstück durch die Randpartie einer noch im mütterlichen Körper befindlichen Larve. Archaeocyten größer und in der Höhlung zurückgeblieben.

Fig. 3. Schnittstück durch eine freischwärmende Larve am zweiten Tag an der Grenze der mehr pigmentierten zur pigmentärmeren Hälfte. Abgeflachte und einwandernde Geißelzellen. Vergrößerung etwa 550.

sonderen Beschreibung der frühen Entwicklungsstadien einzugehen sein.

Während des freien Larvenlebens treten nun schnell sehr bedeutende Veränderungen in der Larve auf, die schon F. E. SCHULZE teilweise verzeichnet: »man sieht die Kerne (der prismatischen Geißelzellen) nicht mehr am äußeren Ende, sondern in der mittleren und inneren Region des Zellkörpers gelegen und wieder einfach oval.« Ferner zeigen sich in der den Larvenraum erfüllenden Masse vereinzelte Kerne, die man auf »Zellen beziehen darf, die in die gallertige Binnenmasse hineingewandert sind«. Die erstere Veränderung ist, soviel ich an Präparaten von lebend zerdrückten Larven entnehmen konnte, der Ausdruck einer Abflachung der ganzen Zelle, die aus einer hochzylindrischen zu einer kubischen oder noch flacheren Form übergehen

kann, ohne die Geißel einzubüßen. Bei der zweiten Veränderung ist der Verlust der Geißel unvermeidlich; die betreffenden Zellen zeigen sich aber dann am Ende verlängert und zugespitzt, bis sie allmählich eine indifferente Form annehmen (Fig. 3). Auch wenn sie eine feine Körnelung bekommen, können sie von den vorerwähnten Archaeocyten, die gröbere Einlagerungen und einen andern Kern besitzen, noch unterschieden werden.

Besonders aber ist hervorzuheben, daß diese Umformungen nicht am ganzen Umriß der Larve vor sich gehen, sondern fast durchaus auf deren eine Hälfte, die hintere und stärker pigmentierte, beschränkt sind. Davon habe ich mich sowohl am lebenden Objekt wie am konservierten überzeugen können. Die vorher durch Farbe und Form gerade nur angedeutete äußerliche Heteropolie wird dadurch zu einer wirklichen, inneren Verschiedenheit, und man müßte die Larve am zweiten Tag mindestens als »Amphiblastula«, wenn nicht direkt als zweischichtig, wie die der Kieselchwämme, bezeichnen.

Die Zweischichtigkeit wird hier allerdings auf etwas andre Weise erreicht, mehr wie bei den primitiven Kalkschwämmen und noch mehr wie bei *Oscarella*, laut meiner früheren Darstellung (1898 a). Mit letzterer ist auch eine weitere Ähnlichkeit dadurch bedingt, daß der Gegensatz zwischen larvaler Geißelzelle und späterer Epithelzelle niemals ein so schroffer wird, schon deswegen, weil auch hier die letzteren noch am fertigen Schwamm eine Geißel aufweisen können. Ein Unterschied besteht allerdings in der durch die Skeletlosigkeit der *Oscarella* bedingten viel geringeren Ausbildung des Parenchyms. Dies zeigt sich hier schon in der Larve, wo eine viel energischere Einwanderung von Zellen in die innere Masse zu sehen ist (s. Fig. 4), als ich bei *O.* beschrieben habe, namentlich wenn die Larven ungewöhnlich lang herumschwärmen und dann auch ausnahmsweise bereits mit der Bildung kleiner Skeletkörper begonnen wird. Während schon normale Larven sehr frühzeitig die von SCHULZE erwähnte »gürtelförmige Einziehung« zwischen vorderer und hinterer Hälfte zeigen, wird eine solche durch die hier beschriebene verschiedene Ausbildung der beiden Hälften immer mehr ausgesprochen und manchmal zu einer tiefen »Taille«, ähnlich dem von mir bei *Oscarella* als außergewöhnlich abgebildeten Fall, wenn die Larve nicht zum Ansetzen gekommen war (1898 a S. 670 u. Fig. 3). Die extremste Verschiedenheit beider Hälften zeigte sich hier, wenn deren eine bereits in der Larve die für später charakteristischen Einfaltungen und Auswölbungen der Dermalmembran aufwies mit kompakter Zwischenlage, die andre hohle aber dem ga-

stralen noch unveränderten Geißelteil entsprach (Fig. 5). Es wäre, bei der Annahme, daß die Geißelzellenschicht wirklich das Entoderm darstellt und die beim Ansetzen erfolgende Umlagerung eine »Gastrulation« — worüber man aber sehr verschiedener Ansicht sein kann — eine derartige anormale Larve in der Tat als eine »Exogastrula« zu bezeichnen, nach Analogie der von HERBST und andern bei Seeigeln erzielten pathologischen Larven. Es könnte aber — die bekannte Streitfrage bei Spongien — auch hier ebensogut der beim Schwimmen hintere Pol als entodermaler bezeichnet werden und die abgebildete Umwandlung und Einwanderung der Zellen als Ento-mesodermbildung.

Es hängt damit die Frage zusammen, ob man die Verschiedenheit der Pole als von vornherein bestehend und vielleicht schon im



Fig. 4.

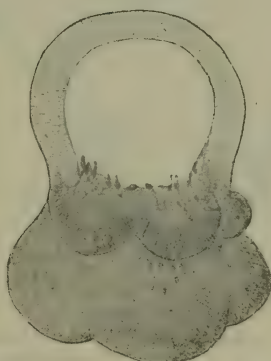


Fig. 5.

Fig. 4. Längsschnitt durch eine Larve des zweiten Tages (nach einem Präparat gezeichnet). Vordere Hälfte aus reinen Geißelzellen, hintere umgeformt.

Fig. 5. Optischer Längsschnitt (nach dem Leben gezeichnet und nach Präparaten einer nicht zum Ansetzen gelangten Larve ergänzt). Gegensatz der zwei Zellschichten verstärkt. »Exogastrula.«

Ei gegeben annehmen will, — dafür spräche die verschiedene Pigmentierung der Larve — oder ob man in ihr eine erst durch den Entwicklungsgang bedingte Differenzierung sieht. Eine Entscheidung hierüber kann bei *Plakina* erst nach genauerer Kenntnis der Furchungsvorgänge, und vielleicht auch durch das Experiment erfolgen. Das Ansetzen selbst geschieht mit dem vordern, pigmentfreieren Pol.

Die Dauer des Larvenlebens ist hier wesentlich länger, als ich bei *Cornacuspongien* beschrieben habe. Dort kann die Metamorphose schon wenige Stunden nach dem Ausschlüpfen erfolgen



und man darf eine kurze Schwärmzeit, ein rasches Ansetzen in der Tat als ein Kriterium der Gesundheit anschauen. Hier aber dauert es meist drei Tage zum Festheften, und man kann während dieser Zeit und auch nachher beim kleinen Schwämmchen sich von der Normalität der Stadien überzeugen. Der Unterschied rührt daher, daß bei den Cornacuspongien die Gewebe in der Larve schon so weit vorzeitig vorgebildet sind mit Spicula, Parenchym- und Deckzellen, daß auf die Gelegenheit zum Ansetzen nur gewartet wird; hier aber ist eine noch fast indifferente Larve vorhanden, die erst eine Anzahl zeiterfordernder innerer Veränderungen durchmacht, ehe sie zum Ansetzen bereit ist. Gleiches scheint auch für die primitiven Kalkschwämme zu gelten, während die Syconen hierin mehr eine Mittelstellung einnehmen, und die Leuconen nach meinen (nicht publi-

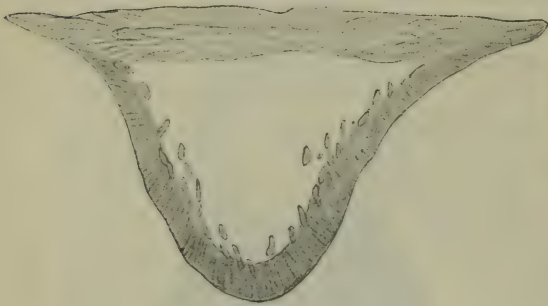


Fig. 6.

Fig. 6. Normale Larve im Ansetzen nach 40 St. Abflachung des vorderen Pols. Ansatzbasis nach oben orientiert.

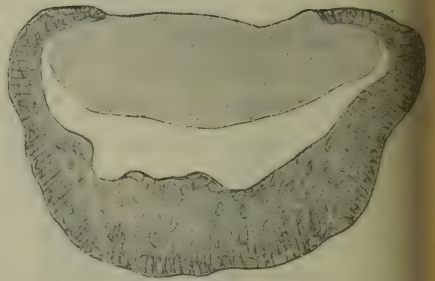


Fig. 7.

Fig. 7. Angesetzte Larve (dritter Tag nach dem Ausschwärmen, nach dem Leben gezeichnet und nach Präparaten ergänzt). Vordere Hälfte umgestülpt, aber fast ohne Hohlraum. Dermallager sich in doppelter Lage einkrümmend und die Ansatzstelle verschließend. Orientierung wie Fig. 6.

zierten) Erfahrungen mit ihren parenchymatös entwickelten Larven sich mehr den Cornacuspongien nähern.

Die schwärmenden Larven suchen, wie schon SCHULZE erwähnt, dunkle Stellen auf, doch ist es mir nicht gelungen, durch Benutzen dieser Eigenschaft das Ansetzen zu begünstigen; ebensowenig konnte ich durch Halten der mütterlichen Schwämme im Dunkeln ein vermehrtes Ausschwärmen von Larven erzielen. Mit dem Ansetzen ist notwendigerweise eine starke Abflachung der Larve verbunden. Vielleicht aus mechanischen Gründen ist diese zunächst an dem der Unterlage zugekehrten, früher hohlen Pol ersichtlich, so daß die Geißelzellen eine flache Platte bilden, auf der die andre Larvenhälfte als stumpfe Pyramide aufsitzt. Solche zuckerhutförmigen Ansatzstadien (Fig. 6), an denen sich die Randzellen amöboid ausbreiten, kommen

häufig zur Beobachtung. Bald aber flacht sich auch die mehr körnige Schicht als Ganzes ab und legt sich vom Rand her einwachsend in doppelter Lage um die Geißelzellenschicht, so daß diese ganz ins Innere gedrängt wird. Damit ist die von andern Spongien bekannte Inversion der Schichten erreicht. Das rote Larvenpigment bietet auf diesen frühen Stadien noch einen Anhaltspunkt zur Beurteilung der Schichten in bezug auf ihre Ableitung von den Larvenhälften, gewissermaßen eine natürliche Markierung. Man sieht in der Profilansicht im optischen Schnitt (Fig. 7) die viel stärker pigmentierten Zellen außen liegen, die andern, fast farblosen Elemente annähernd epithelial im Innern.

Aufsichtsbilder lebenden Materials von oben oder von unten gesehen, sind in dieser Beziehung trotz des Pigments trügerisch; denn sie zeigen grade in der Mitte, scheinbar also im Innern, die stark pigmentierte Masse, außen herum eine farblose Schicht. Letztere aber besteht nur aus den amöboid ausgebreiteten Randzellen, die Masse in der Mitte stellt die eigentliche Larve dar mit beiden Schichten, die nur mit dem schmalen Hohlraum in eine optische Achse zusammenfallen. Dauerpräparate zeigen das richtige Verhältnis auch am Aufsichtsbild (Fig. 8); man sieht innen und der Anheftstelle zu eine epitheliale, um einen schlitzförmigen Hohlraum angeordnete Schicht, und darüber und außen herum eine Masse aus niedrigeren und kubischen Zellen. Noch besser zeigen dies wirkliche Schnitte, die nicht parallel, sondern senkrecht zur Unterlage geführt wurden. Ein einziges Exemplar habe ich grade in diesem frühen Stadium fixiert und geschnitten; leider sind mir die Schnitte beim Nachfärben abgeschwemmt, doch wurde vorher eine Skizze gemacht, die deutlich die Umwachsung der mehr epithelialen Schicht durch die massige zeigt, oder in andrer, von mir nicht anerkannter Terminologie, das »Gastrula« stadium.

Es ist zuzugestehen, daß im vorliegenden Fall noch eher von einer »Gastrula« gesprochen werden könnte, als bei allen übrigen Schwämmen. Das spätere Dermallager liegt hier bei der Larve nicht innen, sondern außen, verbleibt also außen, und das Gastrallager, die ehemals vordere Hälfte der Larve, gerät nach innen, wobei das

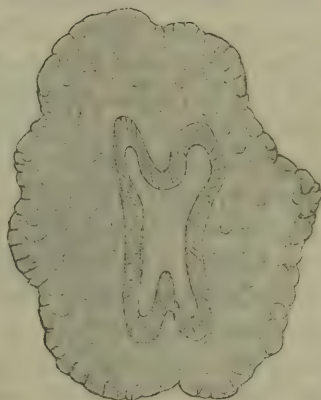


Fig. 8. Aufsichtsbild einer angesetzten Larve. Vordere (gastrale) Hälfte im Innern, um einen Hohlraum angeordnet. Dermallager außen.



Lumen des Hohlraums, falls ein solcher vorhanden ist, sich von außen ableitet. Ferner sind die zwei Schichten der Larve histologisch nicht so verschieden wie bei der »Amphiblastula« der Syconen, oder gar der »Planula« der Cornacuspongien, sondern untereinander noch ähnlich wie bei *Oscarella*. Es würden darum Anhänger der Gasträadennatur der Spongien die Larve der *Plakina* als Blastula bezeichnen wollen, trotz der histologischen Umwandlungen während des Schwärmens und die körnigen Zellen am Hinterende direkt als Ectoderm, die Geißelzellen am vorderen als Entoderm im Sinne der Metazoenkeimblätter. Dagegen sprechen meiner Ansicht nach die öfters erörterten Gründe (1893, 1898  $\alpha$ ,  $\gamma$ ), speziell die Übergänge, die sich durch die Schwammgruppen hindurch zwischen solchen körnigen Zellen am Hinterende bis zum Entoderm einer wirklichen Coelenteratenplanula aufstellen lassen; auch ist der Prozeß beim Ansetzen keine einfache Einstülpung, sondern ein wirkliches Herum- und auch Hinein-wachsen der ganzen körnigen Zellschicht, und der von außen »eingestülpte« Hohlraum ist dabei durchaus nicht unerläßlich. In einigen Fällen zeigt er sich nur als virtueller Spalt, die Geißelzellen selbst bilden eine flache Platte; in andern Fällen haben sie sogar ihre epitheliale Lagerung, wie ihre Geißeln verloren und bilden eine kompakte Masse ohne die Spur eines Hohlraums, — dies scheint sogar das häufigste Verhalten in den Zuchten — und nur in wenigen Fällen war ein deutlicher Hohlraum ausgeprägt, der dann mit Unterbrechung (s. u.) in das Hohlraumssystem der Kammern übergang. Da sich bei *Sycon* gezeigt hat, daß der Hohlraum bei der Metamorphose mehr oder minder obliterieren kann, da er ferner noch bei funktionierenden jungen wie bei erwachsenen Syconen durch ungünstige Umstände (Kalkentziehung, Hunger) kollabiert und seine Zellen eine kompakte Masse bilden (MAAS 1904  $\alpha$ , 1906), so wird sein Vorhandensein oder Fehlen auch hier verständlich, wo es sich um nichtfunktionierende »pupale« Stadien (MINCHIN) handelt, und es ist im Sinne des bekannten Ausspruchs von KLEINENBERG weniger auf das »Loch« zu sehen, als auf die begrenzende bzw. ausfüllende Zellschicht. Dies hat aber hier durch die geringen histologischen Unterschiede der beiden Lager, die sich noch dazu in den pupalen Zuständen etwas mehr verwischen, seine besonderen Schwierigkeiten.

Wenn nach dem Festsetzen die gastrale Schicht ins Innere gelangt ist, ob mit oder ohne Hohlraum, so wird ein Verschluß dieses »Blastoporus« dadurch erreicht, daß die dermalen Zellen an der Ansatzbasis von den Seiten her darüber wachsen, und zwar nicht in einfacher Lage, sondern in doppelter Schicht mit zwischenliegenden Parenchymzellen, so wie es einer Umrollung



der ganzen Larve entspricht (s. o. Fig. 7). Wenn dann die beiden Ränder in der Mitte zusammenkommen und verschmelzen, so ist ein einfaches Sackstadium erreicht mit einem flachen Hohlraum, dessen Boden aus Dermalzellen, dessen Decke aber zunächst noch durchaus aus gastraln Zellen (s. Fig. 9) besteht. Aus einem solchen Stadium ließe sich meiner Ansicht nach die Konfiguration der erwachsenen Kruste, wie sie von SCHULZE so übersichtlich dargestellt wird (1880 Fig. 4), leicht ableiten. Auch die Einheitlichkeit der »Kammerlage« wäre dadurch erklärt. Es fragt sich nur, wie die zwischen den (mit Geißelzellen ausgekleideten) Kammern liegenden Auskleidezellen der ausführenden Hohlräume aufzufassen sind, ob als eine Modifikation der gastraln Geißelzellen selbst, oder als zwischengewanderte Dermalzellen. (Hier ist allerdings der Unterschied nie so scharf und eigentlich nur ein zeitlicher, da ja die Dermalzellen selbst in der

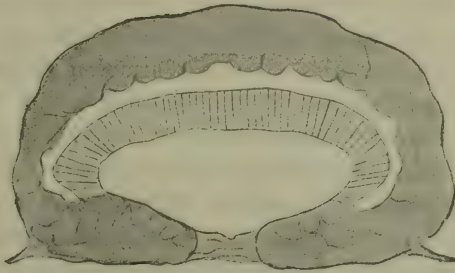


Fig. 9.

Larve aus Geißelzellen entstehen und ihre Geißel zeitlebens beibehalten.)

Nach allen Bildern scheint es mir, als veränderten sich nicht nachträglich noch diese Gastralzellen durch Abflachung, sondern als wenn die Auskleidung der Gänge von bereits in der Larve hergestellten Dermalzellen herrühre, die zwischen die Gastralzelle, deren Kontinuität durchbrechend und so Kammerräume bildend, sich einschoben, ähnlich wie ich es bei Syconen beschrieben habe (1898, 1900). Es kommt nämlich außer der Randumrollung, noch ehe die Ränder basal zusammengewachsen sind, in so zahlreichen Fällen ein zentraler Vorstoß und Durchbruch der dermalen Zellen nach unten zur Beobachtung (Fig. 10), daß ich dies nicht für ein zufälliges oder abnormales Verhalten, sondern gerade für das typische ansehen möchte, um so mehr, als es sich durchaus auf das von F. E. SCHULZE als erstes nach dem Festsitzen beobachtete Stadium (l. c. Figg. 25 u. 26) beziehen läßt. Es entsteht dann mit vollendeter Umwachsung anstatt eines durchgehenden Hohlraums ein ringförmiger Spalt; auf dem

Sagittalschnitt müssen demnach zwei getrennte Räume erscheinen, ganz wie es auch F. E. SCHULZES Fig. 26 veranschaulicht. Der Unterschied ist nur der, daß ich die basale und die an der zentralen trennenden Säule gelegene Partie von Dermalzellen ausgekleidet finde, gastrale Geißelzellen nur an der Decke, während bei



Fig. 10.

SCHULZE der ganze Hohlraum (auch in der andern Fig. 27, wo er durchgehend ist) von einem gleichartigen kubischen Epithel ausgekleidet ist, und SCHULZE dies als entodermalen Mutterboden sowohl für Kammern als ausführende Räume ansieht.

Der erste Unterschied kann tatsächlich begründet sein; denn die Möglichkeit, daß beim Einrollen der Larven auch die basalen Partien des Hohlraums ein gastrales Epithel erhalten, (bei stärkerer Rollung) ist leicht verständlich. Es bestünden demnach von vornherein verschiedene Abstufungen im gastralen Anteil der Hohlraumbegrenzung; der extremste aber wohl seltene wäre der, daß er ganz von Gastralzellen ausgekleidet ist, der zweite, typische, wäre der,



Fig. 11.

Figg. 9, 10, 11. Schematisierte Bilder des Anheftungsprozesses. (Gastrallager gestrichelt. Dermallager grau). Orientierung der Ansatzbasis umgekehrt wie in Figg. 6—7.

daß die Decke aus gastralen, der Boden aus dermalen Zellen besteht (s. Fig. 9), der dritte, häufigste, daß auch in der Decke sich ein dermaler Anteil als zentraler Durchbruch geltend macht (ringförmiger Gastralraum) (Fig. 10) und der vierte, davon ableitbare, daß solche Durchbrüche immer häufiger werden, namentlich beim Obli-

terieren des Hohlraums und dann ein Neben- und Durcheinander von dermalen und gastraln Flecken zustande kommt (Fig. 11). Die vier Fälle könnten auch als zeitliche Verschiebungen aufgefaßt werden vom ortho- zum cänogenetischen, indem bei solch dermalen Unterbrechungen ein späterer Zustand verfrüht erreicht wird. Schon deshalb, noch mehr aber, weil sich ja, wie wiederholt betont, die dermalen Zellen hier von den gleichen Elementen wie die gastraln, nämlich den Geißelzellen der Larve, allerdings indirekt, ableiten, erscheinen diese Fälle nur als Übergangsstufen.

Der zweite Unterschied gegenüber F. E. SCHULZE besteht in der embryologischen Wertung der Schichten, da er die gastraln Zellen als »Entoderm« aus der inneren Masse der Larve herleitete. Was ich früher nur nach Analogien vermutete (1893 S. 424), nämlich, daß diese gastraln Zellen von den äußeren Geißelzellen der Larve herkommen, glaube ich in vorstehendem auch tatsächlich gezeigt zu haben durch die Beobachtung der im Ansetzen selbst begriffenen Stadien, und somit fügt sich *Plakina* durchaus in den durch *Sycandra* und die Cornacuspongien einerseits, durch Asconen und *Oscarella* anderseits gegebenen Rahmen.

Dies gilt erst recht bezüglich der dermalen Schicht und ihrer Beziehung zum Parenchym. Wie schon aus dem histologischen Umwandlungsprozeß im Larvenleben ersichtlich ist, besteht keine prinzipielle Sonderung zwischen sich abflachenden Zellen der Oberfläche und solchen, die in die Tiefe wandern. Dieses enge Verhältnis dauert auch noch in den jungen angesetzten Stadien fort, so daß ich eine Scheidung eines besonderen Epithels von einer mesodermalen Zellmasse nicht erkennen kann. Noch weniger kann diese mesodermale Lage ihrer Abstammung oder ihrem Aussehen nach zur gastraln Auskleidung in genetische Beziehung gebracht werden. Im Larvenleben ist der Einwanderungsprozeß dieser Zellen auf die eine Hälfte beschränkt, die andre mit den hohen Geißelzellen ist davon ausgeschlossen, und dieses Einwandern kann auch nach dem Ansetzen von der Dermalseite aus noch beobachtet werden, so daß ich, wie früher nur von zwei Embryonalschichten, der dermal-mesodermalen und der gastraln reden möchte und so auch die SCHULZESche Figur 27 deute.

Die nächstfolgenden Stadien, die SCHULZE untersuchen konnte, »waren schon mit einer Anzahl ausgebildeter Geißelkammern versehen, welche sämtlich in der oberen Wand der einem flachen Sack gleichenden Kruste lagen und annähernd in konzentrischen Kreiszonen angeordnet waren«. Da vorher die Gastralzellen nur eine einzige Lage gebildet haben, so ist hier, wie ersichtlich, eine zeit-



liche Lücke, zu deren Ausfüllung ich einiges mitteilen möchte. Die SCHULZESchen Beschreibung dieses späteren Stadiums selbst ist aber äußerst treffend und berücksichtigt alle wesentlichen Züge. Namentlich möchte ich aus der oben zitierten Bemerkung hervorheben, daß die Geißelzellen in der oberen Wand der Kruste lagen; dies erscheint mir als ein weiterer Beweis dafür, daß, wie ich oben erwähnt, nur die Decke des Hohlraums das gastrale Lager darstellt. Ferner scheint mir die konzentrische Anordnung der ersten Kammern wichtig und auf einen Anschluß an das Stadium mit ringförmigem Spalt hinzuweisen.

An Aufsichtspräparaten dünner Krusten ist zu sehen, wie sich die Geißelzellen mit ihren lebhafter gefärbten Kernen nesterweise um die spaltförmige Lücke gruppieren. An Schnitten ist es mir bis jetzt jedoch niemals gelungen, den Hohlraum der Kammern aus dem größeren Hohlraum sich abfaltend und mit diesem in Kommunikation stehend nachzuweisen; diese Stadien zeigen überhaupt in meinen Präparaten keinen größeren Hohlraum mehr, sondern nur die erwähnten Anhäufungen der Geißelzellen. Ich leite dies Verhalten aus einem Fortschreiten des oben erwähnten Prozesses ab, bei dem dermale Zellbalken den Hohlraum zerteilten (Figg. 10 u. 11), so daß er schließlich überhaupt nicht als solcher, sondern nur als virtueller Spalt und in den Lücken innerhalb der Geißelzellenanhäufungen vorhanden ist, die dann Einzelkammern darstellen. Die ausführenden Gänge entstehen dann sekundär als Spalten zwischen den trennenden Dermalzellen, gewissermaßen durch ein Wiederwegsamwerden eines vorher bestandenen, dann zeitweilig kollabierten Raumes.

Es mag sein, daß dies ein atypisches Verhalten ist, und daß normalerweise der Hohlraum weit und wegsam erhalten bleibt bis zur Kammerbildung. Keinesfalls aber ist dies zur Erreichung des funktionierenden Endstadiums notwendig; es ist auch hierin ein Parallelverhalten zur *Sycon*entwicklung gegeben, wo der zentrale Hohlraum ebenfalls zeitweilig unterdrückt sein kann, ohne daß dadurch die Ausbildung der späteren funktionierenden Schwammröhre gestört wird, und eine Analogie zu den Cornacuspongien, wo ja die Einzelausbildung der Kammern die Regel ist.

Während der gleichen Zeit geht die Weiterbildung der dermalen Schicht vor sich, nicht nur histologisch, indem an der ganzen Peripherie, auch an der basalen Doppelplatte zahlreiche Zellen in das Parenchym gerückt sind, sondern auch morphologisch, indem sich zahlreiche Faltenbildungen auf der oberen Seite einstellen mit dazwischen liegenden, zuerst seichten, dann immer tieferen Rinnen. Man könnte zunächst daran denken, diese seien hervorgebracht durch

eine Faltung des Gastralraums als Vorbereitung zur Kammerbildung, wobei die dermale Seite des Schlauches den gastraln Faltungen passiv folgen würde. Die Präparate zeigen jedoch, daß die äußere Faltung von der Ausbildung des Gastralraums gänzlich unabhängig ist, und auch dann vor sich geht, wenn innen überhaupt kein Hohlraum, sondern eine kompakte Masse mit den erwähnten gastraln Anhäufungen zu sehen ist. Die dermale Faltung, die der späteren oberflächlichen Lappung und Zackung der Kruste entspricht, kann also der Entwicklung des Gastralsystems sogar vorausgehen und die sich bildenden Kammern müssen sich zu mehreren in solche Lappen hineinschieben.

Die Auskleidung der Oberfläche und der sich hereinsenkenden Faltenräume geschieht durch kubische, teilweise sogar noch flachere Zellen. Jetzt läßt sich auch ein gewisser Unterschied zwischen diesen als Epithel und der inneren Masse erkennen, weil darin mehr Zwischensubstanz entwickelt ist, und darum deren Zellen von der Oberfläche ab- und auseinander rücken. Außer einigen zerstreuten Elementen, die ich als Archaeocyten ansprechen möchte, erweisen sie sich in der Mehrzahl jetzt als Spikulabildner. In den meisten von ihnen sind kleine, aber durch starke Lichtbrechung ausgezeichnete Konkreme wahrzunehmen, die teilweise schon auf sehr frühem Stadium sich als vierstrahlig erweisen. Das Größenwachstum der Nadeln muß zunächst sehr langsam erfolgen; denn man sieht noch auf späteren Stadien mit Kammeranhäufungen trotz zahlreicher Konkreme, nur wenig größere über die Zellen herausragende Nadeln. Im Vergleich zum rapiden Bildungsprozeß bei jungen Kalkschwämmchen (s. MAAS 1898 $\beta$ , 1900, 1904) ist dies doppelt auffällig. Es kann dies nicht an einer geringeren Ausbildung der Skeletsubstanz überhaupt liegen; denn auch hier sind die kleinen Krusten später von einem dichten Nadelpelz umstartet, der im Verhältnis zum Weichkörper ein großes Volum darstellt. Es muß der Unterschied vielmehr in einer prinzipiell andern Bildungsweise begründet sein, so daß hier niemals von einem »kristallartigen Anschließen« wie dort die Rede sein könnte. Darauf wie auf Einzelheiten der Bildung gedenke ich noch im Zusammenhang mit anderm Material einzugehen.

Für die Entstehung der Poren und Osculum, überhaupt die späteren Stadien, die den Anschluß an die erwachsene Kruste vermitteln, verweise ich auf die bekannte Darstellung F. E. SCHULZES und seine Bilder 28 und 29.

Ausgedehnte theoretische Erörterungen möchte ich, trotzdem ich mich durch weiteres Tatsachenmaterial in andrer Lage befinde als die eingangs erwähnten belgischen Zoologen, dennoch an dieser



Stelle vermeiden. Ich möchte nur betonen, daß ich die beiden langandauernden Etappen, die bei allen Spongien so markant hervortreten, nämlich a) die zweiblättrige, unter Umständen der Coelenteraten-Planula vergleichbare Larve und b) den daraus durch eventuelle Umkehr hervorgehenden zweiblättrigen Sack des jungen angesetzten Spongienkörpers für bedeutungsvoller halte, als die wechselnde Art, wie sie bei den einzelnen Spongiengruppen zustande kommen. »Die Endprodukte« — und als solche kann man doch in einem relativen Sinn diese beiden eine zeitlang dauernden Stadien bezeichnen, zumal das zweite — »sind konstanter als die Art ihrer Herstellung«. Bei letzterer spielen biologische Ursachen mit, der Zeitpunkt bis zu dem die Larve im mütterlichen Körper zurückbehalten wird, die dementsprechende Dauer des Larvenlebens, und ferner die histologische Höhe, die demnach beim Ansetzen erreicht ist.

Im einfachsten Fall, wenn die Larve sehr früh von der Mutter entlassen wird, besteht sie fast aus reinen Geißel- (Fortbewegungs)-zellen, und auf deren Kosten müssen sich dann die übrigen Elemente bilden; im andern Fall werden von den indifferenten Furchungszellen noch vorher Deck- und Spiculazellen geliefert, so daß die Geißelzellen rein für die gastrale Auskleidung übrig bleiben. Daß dies nur zwei verschieden abgestufte Möglichkeiten und nicht einmal Extreme sind, zeigt u. a. die Knospenentwicklung der *Tethya*, wie ich früher erörtert habe (1901 $\beta$ ). Hier wird der Propagationskörper passiv weitertransportiert; demzufolge entstehen zunächst überhaupt keine Geißelzellen, sondern nur Dermal- und Spiculazellen mit ihren Ausscheidungen, und erst lange nach deren Differenzierung und Ordnung erscheinen die Geißelzellen der Kammern auf Kosten der noch verbliebenen indifferenten Elemente. Auch *Spongilla* ist in dieser Beziehung lehrreich, wo die Geißelzellen der Larve verhältnismäßig gering entwickelt sind, und wo nach EVANS (1899) noch nachträglich für die Kammern ein Zuschuß auf Kosten der indifferenten Elemente dazu kommen kann.

Es ist aus allgemein theoretischen Gründen naheliegend, aber durchaus nicht gesichert, die einfachere Larvenform, die gerade bei primitiven Schwammtypen erscheint, die reine Blastosphäre mit wenigen Archaeocyten, als ursprünglicher anzusehen; aber damit ist noch lange nicht gesagt, daß sie einer freibeweglichen Vorfahrenform entspräche. Zur Entscheidung darüber, ob nicht schon der Protozoenvorfahr der Spongien sessil gewesen sei, dazu fehlt meiner Ansicht nach jeder tatsächliche Anhaltspunkt. Wir kämen damit auf die rein theoretische Frage, ob die Geißelzelle oder die Archaeocyte, bei höheren Tieren der Organismus (die Henne) oder das Ei zuerst da war.



## Literatur.

1880. F. E. SCHULZE, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. IX. Mitteilung. Die Plakiniden. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 34. S. 407—451. Taf. 20—22.
1881. — Dasselbe. X. Mitteilung. *Corticium candelabrum*. Ebenda. Bd. 35. S. 410—430. Taf. 22.
1886. C. HEIDER, Zur Metamorphose der *Oscarella lobularis*. Arb. Zool. Inst. Wien. Bd. 6. S. 175—236. Taf. 19—21.
1893. O. MAAS, Die Embryonalentwicklung und Metamorphose der Cornacspongien. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 7. S. 331—448. Taf. 19—23.
1896. E. A. MINCHIN, Note on the larva and the postlarval development of *Leucosolenia variabilis* with remarks on the development of other Asconidae. Proc. Roy. Soc. Vol. 60. p. 42—52. 7 fig.
1897. — The Position of Sponges in the Animal Kingdom. Science Progress. N. s. 1. p. 34.
1898. Y. DELAGE, Sur la place des Spongiaires dans la classification. Compt. Rend. Ac. Paris. T. 126. Nr. 7.
1898. — Les larves des Spongiaires et l'homologisation des feuillets. Ibid. Nr. 10. Nebst Entgegnung von:
1898. E. PERRIER, mit gleichlautenden Titeln. Ibid. Nr. 8 u. Nr. 11.
- 1898 $\alpha$ . O. MAAS, Die Keimblätter der Spongien und die Metamorphose von *Oscarella* (*Halisarca*). Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 63. S. 665—679. Taf. 41.
- 1898 $\beta$ . — Über die Ausbildung des Kanalsystems und Kalkskelets bei jungen Syconen. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Bd. 8. S. 132—40. 4 fig.
- 1898 $\gamma$ . — Die Entwicklung der Spongien. Eine Zusammenstellung der Tatsachen und Folgerungen auf Grund neuerer Arbeiten. Zool. Zentralbl. V. S. 1—19. 12 fig.
1898. Discussion on the Position of Sponges in the Animal Kingdom by DELAGE, MINCHIN, VOSMAER, SAVILLE KENT and F. E. SCHULZE. Proc. Intern. Congr. Zool. Cambridge. p. 57—68.
1899. R. EVANS, The structure and metamorphosis of the larva of *Spongilla lacustris*. Quart. Journ. Micr. Sc. (N. s.) Vol. 42. p. 363—476. Tab. 35—41.
1900. O. MAAS, Die Weiterentwicklung der Syconen nach der Metamorphose. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 67. S. 215—240. Taf. 9—12.
1900. E. A. MINCHIN, The Porifera in: Treatise on Zoology. London. Cap. III. 178 p. 97 fig.
- 1901 $\alpha$ . O. MAAS, Über Entstehung und Wachstum der Kieselgebilde bei Spongien. Sitzungsber. k. Bayr. Akad. Wiss. München. Bd. 30. S. 553—569. Taf. 5.
- 1901 $\beta$ . — Die Knospenentwicklung der *Tethya* und ihr Vergleich mit der geschlechtlichen Fortpflanzung der Schwämme. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 70. S. 263—288. Taf. 13 u. 14.
1902. A. LAMEERE, De l'origine des Eponges. Bull. Soc. Malacol. Belgique. T. 36. p. 6—8.
- 1904 $\alpha$ . O. MAAS, Über die Wirkung der Kalkentziehung auf die Entwicklung der Kalkschwämme. Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München. Bd. 20. S. 4—21. 9 fig.
- 1904 $\beta$ . — Über den Aufbau des Kalkskelets der Spongien in normalem und  $\text{CaCO}_3$ -freiem Seewasser. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Bd. 14. S. 190—200.

1906. E. HAMMER, Über *Sycandra raphanus* H. Verh. Deutsch. Zool. Ges. Bd. 16. S. 269—272.
1906. O. MAAS, Über die Einwirkung carbonatfreier und kalkfreier Salzlösungen auf erwachsene Kalkschwämme und auf Entwicklungsstadien derselben. Arch. Entwicklungsmechanik. Bd. 22. S. 581—599.
1907. — Über die Wirkung des Hungers und der Kalkentziehung bei Kalkschwämmen und andern kalkausscheidenden Organismen. Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München. Bd. 23. S. 82—89.
1907. H. V. WILSON, A new Method by which Sponges may artificially reared. Science (2). Vol. 25. p. 912—915.
1907. A. KEMNA, Les Caractères et l'emplacement des Spongiaires. Ann. Soc. Zool. Malac. Belg. T. 42. p. 72—79. fig.
1907. Discussion par W. J. SOLLAS, Y. DELAGE, O. MAAS, G. C. J. VOSMAER, E. VAN BENEDEN, H. SCHOUTEDEN. Ibid. p. 129—147.
1907. A. GIARD, La Gastrula et les feuilles blastodermiques des Eponges. Ibid. p. 199—202.
- 1907<sup>3</sup>. A. KEMNA, Réponse à la Note de M. GIARD sur la position systématique des Spongiaires. Ibid. p. 228—230.
1908. A. LAMEERE, Eponge et Polype. Ibid. T. 43. p. 107—124.

---

Vortrag des Herrn H. LOHMANN (Kiel):

**Die Gehäuse und Gallertblasen der Appendicularien und ihre Bedeutung für die Erforschung des Lebens im Meer.**

Mit 6 Figuren.

Beobachtet man in einem größeren Glashafen frisch gefangene Appendicularien, so wird man über die eigenartige und, wie es scheint, zwecklose Bewegungsart der Mehrzahl derselben sehr erstaunen, da sie aus einem steten Wechsel zwischen einem gewalt-samen Durchschwimmen des Wassers mittels energischer Schwanz-schläge und einem passiven Niedersinken der Tiere besteht. Der unmittelbare Eindruck ist der, daß die Tiere sich in konvulsivischen Ruderschlägen erschöpfen und während der Erholungszeit bei gänz-licher Ruhe des nachschleppenden Schwanzes niedersinken. Der einzige, erkennbare Erfolg der offenbar erhebliche Anstrengungen verlangenden Bewegung ist, daß das Tier in der mannigfachsten Richtung sein Wohngebiet durchkreuzt und also stets neue Wasserteile durchmißt. Daher könnte die Bedeutung der Bewegung darin gesucht werden, daß das Tier, das ja mit dem Munde Atemwasser und die im Wasser suspendierte Nahrung aufnimmt, fortwährend neues, noch nicht aus-ge-nutztes Wasser zugeführt erhält, wenn nicht der Ruderschwanz sich während des Sinkens sowohl wie auch während des Fortschnellens der Bauchfläche des Rumpfes eng anlegte und dadurch die Aus-führungsgänge der Kiemenhöhle bedeckte, so daß die Zirkulation des Atemwassers direkt gehemmt wird. Auch würde zweifellos eine

gleichmäßige und ruhige, aber ununterbrochene Fortbewegung diesen Dienst weit besser versehen als dieser stete Wechsel zwischen passivem Sinken und konvulsivischem Fortschnellen.

Diese Bewegungsart ist den meisten Oikopleuren eigen, die gewöhnlich in den Netzfängen die überwiegende Zahl der Appendicularien bilden. Andere Copelaten, besonders die Fritillarien, halten sich während der Schwanzruhe fast im Wasser schwebend, wobei ihr breiter, in charakteristischer Weise gekrümmt gehaltener Schwanz von wesentlicher Bedeutung ist. Diese Art der Bewegung erscheint daher schon weniger rätselhaft; die Tiere nutzen offenbar während der Ruhe eine Wasserstelle aus und suchen dann schwimmend eine andere auf.

Zwischen beiden Bewegungsarten aber finden sich alle Übergänge, je nachdem die Art und das einzelne Individuum schneller oder langsamer sinkt. Ein prinzipieller Unterschied besteht zwischen ihnen nicht.

Läßt man nun den Fang einige Zeit an einem kühlen, schattigen Platze stehen und beobachtet nach mehreren Stunden wiederum das Verhalten der Appendicularien, so wird man in der Regel bei einigen derselben, einerlei ob es Oikopleuren oder Fritillarien sind, eine fundamental andere Bewegungsart wahrnehmen, die durch die Ruhe und Gleichmäßigkeit der Schwanztätigkeit ausgezeichnet ist und bei der der Schwanz der Bauchfläche des Rumpfes nicht aufliegt, so daß das Wasser ungehindert die Kiemengänge verlassen kann. Charakteristisch für sie ist ferner die ruhige Haltung des ganzen Tieres, dessen Schwanz schräg nach vorn und abwärts gerichtet ist. Dabei bleibt das Tier entweder, wie bei den Fritillarien, am gleichen Orte stehen oder gleitet, wie meist bei den Oikopleuren, mehr oder weniger schnell in engeren oder weiteren Spirallinien durch das Wasser hin. Eine genauere Beobachtung läßt erkennen, daß alle Tiere, die in dieser Bewegungsart sich befinden, eine gallertige, glasklare und darum oft nur schwer sichtbare Ausscheidung mit sich führen, die den übrigen Appendicularien fehlt, und entweder das ganze Tier samt Schwanz umhüllt (Fig. 2 Nr. 3) oder aber eine große Blase bildet, an der das Tier mit seiner Mundöffnung hängt (Fig. 2 Nr. 2a). Diese Gallertbildungen enthalten als wichtigsten Bestandteil einen komplizierten, aus Fibrillen und feinen Membranen gebildeten Fangapparat für kleinste Nahrungsorganismen und die Undulationen des Schwanzes haben zunächst nur die Aufgabe, fortgesetzt Wasser durch diesen Fangapparat hindurch zu treiben. Daraus erklärt sich seine eigenartige, undulierende Bewegung, die den Rumpf völlig unbewegt läßt und nur den Effekt hat, Wasser von der Schwanzwurzel her



nach der Schwanzspitze hin und weiter nach vorn zu treiben. Nur bei den Oikopleuren kommen noch besondere Einrichtungen hinzu, die dem Tier gestatten, die gleichen Undulationen auch zur Fortbewegung der ganzen Gallertmasse auszunutzen.

MERTENS<sup>1</sup>, der 1831 zuerst diese merkwürdigen Bildungen beobachtete, nannte dieselben »Gehäuse«. Wir wollen diese Bezeichnung nur für die das ganze Tier umhüllenden Gallertmassen gebrauchen und die das Tier selbst freilassenden Bildungen als »Gallertblasen« bezeichnen.

Beide Bildungen sind in doppelter Hinsicht von besonderer Bedeutung. Einmal führen sie uns die kompliziertesten Cuticularbildungen vor, die im Tierreiche bisher bekannt geworden sind; dann aber bilden sie zugleich die vollkommensten und schonendsten Fangapparate für die kleinsten Planktonorganismen, so daß ihr Inhalt den besten Prüfstein für die Verwertbarkeit unserer künstlichen Fangapparate bildet und uns einen sehr wertvollen Aufschluß über den Gehalt des Meerwassers an geformter Nahrung liefert.

Um das erstere zu beweisen, mag hier eine Schilderung des Baues und der Funktion dieser Cuticularbildungen genügen, da es viel zu weit führen würde, auf die Ausscheidung, Anlage und Entfaltung näher einzugehen, so interessant auch gerade diese Vorgänge sind, die uns zeigen, was der Organismus auf rein mechanischem Wege zu leisten vermag und wie exakt völlig getrennt angelegte Cuticulateile sich zu einem einheitlich funktionierenden komplizierten Bau zusammenfügen.

Nach MERTENS' sehr lebendiger Schilderung sind die Gehäuse wiederholt gesehen und von EISEN<sup>2</sup>, FOL<sup>3</sup> und mir<sup>4</sup> eingehend untersucht.

Die Form der Gehäuse (Fig. 2) ist meist kugelig; ihre Substanz ist wasserklar, und daher erkennt man sie nur schwer, bevor man auf sie aufmerksam geworden ist. Gewöhnlich sieht man zunächst nur das Tier, dessen eigentümliche ruhige Bewegung sehr gegen das unruhige Emporschnellen und Niedersinken der Mehrzahl der Appendicularien absticht. Bei genauerem Zusehen bemerkt man dann aber in einiger Entfernung vor dem Munde des Tieres einen milchig getrübbten Schleier, der pulsierende Bewegungen synchron mit der Tätigkeit des Schwanzes auszuführen pflegt: das ist der Fangapparat;

<sup>1</sup> Mém. Acad. St. Pétersbourg, 6. sér., Tome I. 1831.

<sup>2</sup> Svenska Akad. Handlingar. Vol. 12. 1873.

<sup>3</sup> Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, Tome 21. 1872.

<sup>4</sup> Schrift. Naturw. Verein Schleswig-Holstein, Bd. 11, Heft 2, 1899.

und schließlich nimmt man auch die Konturen des gewöhnlich leicht und schnell das Wasser durchschneidenden Gehäuses wahr. Die größten Gehäuse haben RÖMER und SCHAUDINN bei Spitzbergen beobachtet, wo nach einer brieflichen Mitteilung SCHAUDINNS faustgroße Gehäuse zahlreich im Wasser trieben. Nach dem gleichzeitig gefischten Appendicularienmaterial müssen dieselben der großen arktischen *Oikopleura vanhoeffeni* Lohm. angehört haben, deren Rumpf 7 mm lang wird. Die Gehäuse müssen mindestens einen Durchmesser von 100 mm besessen haben. Die von MERTENS in der Behringstraße beobachteten Gehäuse messen nach den Abbildungen nur 50 mm im Durchmesser. Im Mittelmeer und in den tropischen Gebieten aller Ozeane kommen dann Gehäuse von 35 und von 17 mm größter Länge vor, die von *Kowalevskia tenuis* Fol und *Oikopleura albicans* Leuk. herrühren. Die Mehrzahl der Gehäuse aber ist erheblich kleiner, schon deshalb, weil die geschlechtsreifen Individuen gewöhnlich weit seltener sind als die jugendlichen Individuen von nur geringer Körpergröße, aber auch weil die häufigsten Arten, wie *Oikopleura longicauda*, *fusiformis*, *dioica*, *rufescens* nur selten mehr als 1 mm Rumpflänge erreichen. So hat die in der Ostsee und Nordsee, aber auch in allen Küstengebieten gemäßigter und warmer Meere sehr häufige *Oikopleura dioica* nur Gehäuse von 5 mm Durchmesser. Am kleinsten ist das Gehäuse von *Appendicularia sicula*, das nur eine Größe von 2,5 mm erreicht. Doch kommen auch bei den größten Arten sehr kleine Gehäuse vor, da schon ganz junge Tiere ohne Keimdrüsenpakete Gehäuse bilden, die natürlich entsprechend kleiner als die der ausgewachsenen Individuen sind.

Die Gehäuse sind äußerst empfindlich, und eine Konservierung, die Gestalt und Bau noch nachträglich feststellen ließe, ist bisher nicht gelungen. Aus dem Wasser herausgenommen, fallen sie vollständig in sich zusammen, und sobald man sie mit einer Nadel berührt, klebt die Gallertmasse an dieser fest und ist dann ohne gänzliche Verzerrung des ganzen Gehäuses zu einer formlosen Masse nicht wieder von ihr zu trennen. Nur mit völlig sauberen, glatten und am freien Ende abgerundeten Glasfäden lassen sie sich ohne Gefahr berühren, umwenden, abtasten und sogar sondieren. Kleinere Gehäuse kann man ferner mit Glasröhren aus dem Wasser herausheben und direkt in Alkohol oder Formol übertragen; es gelingt dann ab und zu, den Fangapparat und die allgemeine Form kenntlich zu erhalten. Zur Untersuchung ist es jedoch durchaus nötig, frisches Material zu verwenden und vor allem bei Lupenvergrößerung noch von den Tieren bewohnte Gehäuse zu studieren, nachdem man fein pulverisiertes Karmin dem Wasser zugesetzt hat. Die leeren, von den Tieren



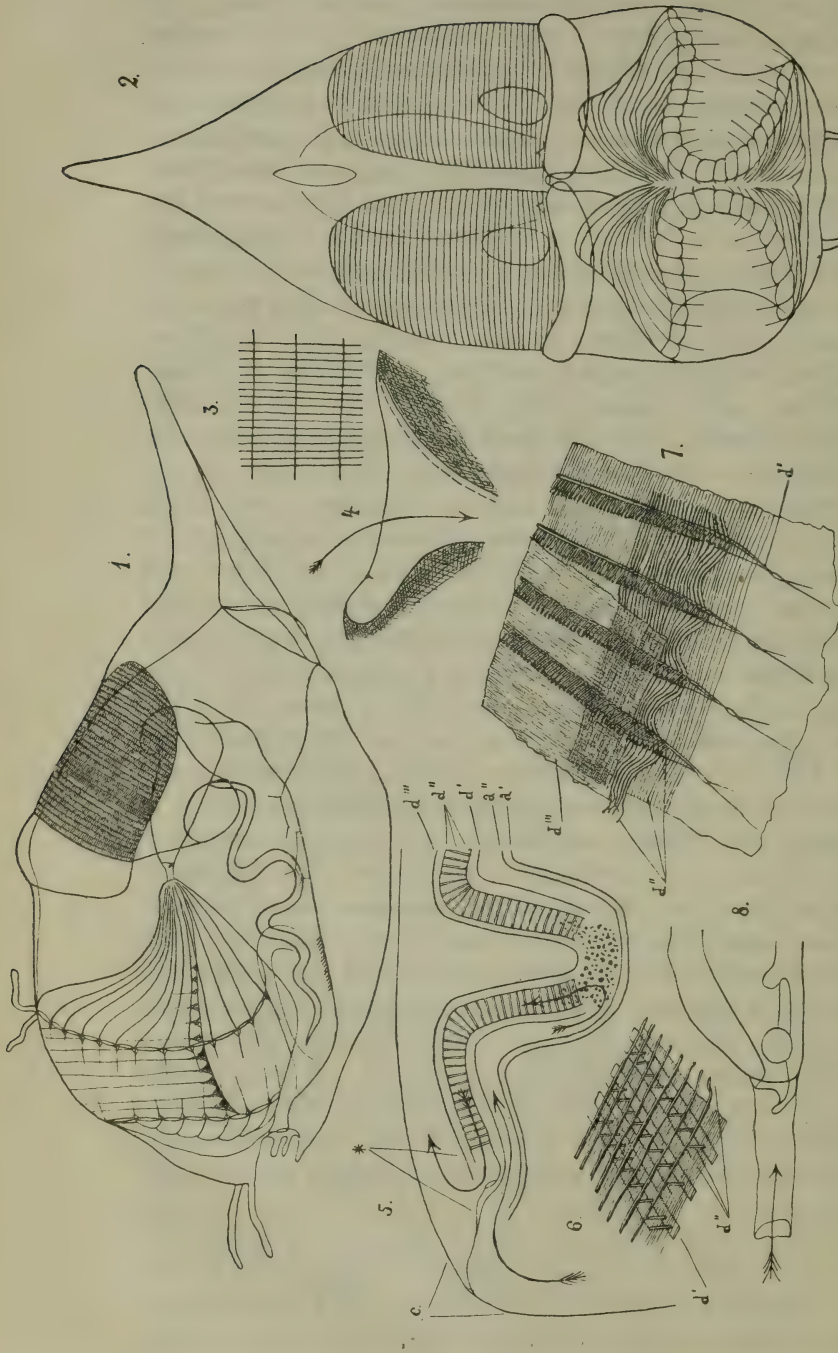


Fig. 1. Gehäuse von *Oikopleura albicans* Leuck.: Nr. 1, Seitenansicht mit Tier; Nr. 2, Rückenansicht ohne Tier; Nr. 3, Das Gitterwerk der Einstömungsöffnungen; Nr. 4, Idealer Längsschnitt durch einen der Einstömungstrichter während des Wassereintrittes in das Gehäuse; die unterbrochene Linie kennzeichnet die beim Rückstau in Wirklichkeit tretende Verschlussmembran; Nr. 5, Idealer Querschnitt durch den Fangapparat; die Pfeile bezeichnen den Weg des Wassers; unter dem Eingange zur Reuse im medianen ventralen Abschnitt liegt der Fang;  $d'$ , Reuse;  $d''$ , Reuse;  $d'''$ , Fibrillen, welche die Reuse stützen; Nr. 6, Stück der Reuse in einer Gehäuseanlage; Nr. 7, Flächenansicht des Fangapparates;  $c$ , dorsale und laterale Gehäusewand; Nr. 8, Ansatz des Mundrohres in Nr. 5 mit einem \* bezeichneten Teile des Fangapparates aus einer fast fertigen Gehäuseanlage; Nr. 9, Ansatz des Mundrohres an den Mund des Tieres.



verlassenen Gehäuse dienen zum Studium der verschiedenen Hohlräume, die durch Injektion mit verschiedenen gefärbten Flüssigkeiten nach Lage, Umfang und Kommunikation untersucht werden. Endlich läßt sich die feinere Struktur der einzelnen Gehäuseteile an den vorzeitig abgesprengten, noch unausgebildeten Gehäuseanlagen, in denen die einzelnen Bauelemente noch derbere Konsistenz haben und näher zusammenliegen, am besten feststellen.

Auf solche Weise ergibt sich für die im Mittelmeer häufige und relativ große *Oikopleura albicans* folgender Gehäusebau (Fig. 1; Fig. 2 Nr. 3). Das Gehäuse hat Eiform, trägt aber an dem spitzen, bei der Bewegung vorangehenden Pol eine lange, leicht aufwärts gebogene, vorn stumpf gerundete Spitze. Am hinteren Pol entspringen zwei nachschleifende Schleppfäden mit mehreren orangefarbenen Klumpen. Die ganze vordere Hälfte des Gehäuses ist dickwandig, ebenso die Fläche des hinteren Poles und die ganze untere Partie. Dagegen wird die hintere Hälfte im Rücken und an den Seiten nur von einer ganz zarten Membran umwandet, und ist daher erheblicher Volumänderung fähig. In dieser Partie ist der Fangapparat ausgespannt, der die Form zweier halbkreisförmiger Flügel hat, die in der Medianlinie des Gehäuses vertikal nebeneinander stehen, mit ihren vorderen und hinteren Teilen aber lateral und ventral herabgebogen und jederseits einander entgegengekrümmt sind. Über die Fläche des Fangapparates verlaufen regelmäßig angeordnete Linien, die in dem mittleren, vertikalen Teile von oben nach unten und einander parallel verlaufen, vorn und hinten dagegen vom oberen Rande aus konvergierend der Medianlinie zulaufen. Vorn setzt sich an den medianen Abschnitt des aus ganz zarten Membranen gebildeten und einen Hohlraum umschließenden Fangapparates ein zartwandiges Rohr an, das an der Mundöffnung des Tieres so befestigt ist (Fig. 1 Nr. 8), daß die Unterlippe in das Lumen vorspringt und das Rohr rings den Mund umfaßt. Auf der vorderen Rückenfläche hinter der Wurzel des Schnabels ist die hier sehr dicke Gehäusewand von zwei großen, symmetrisch gelegenen Öffnungen durchbrochen, die trichterförmig nach innen sich verengernd, zu zwei kleinen ovalen Öffnungen führen. Die weiten äußeren Öffnungen sind von einem aus rechtwinklig sich kreuzenden Fibrillen gebildetem, äußerst regelmäßigem Gitterwerk bedeckt und werden daher Gitterfenster genannt. Durch sie tritt das Wasser von außen in das Gehäuse ein, wobei alle größeren Organismen und Detritusteile zurückgehalten und bei der Fahrt des Gehäuses vom Gitter fort nach hinten gespült werden, wo ein vorspringender Querwulst am Hinterrande eines jeden Fensters verhindert, daß diese Rückstände auf die Hinterfläche des Gehäuses treiben.

Zwischen den inneren Öffnungen der Einflußtrichter liegt der Rumpf des Tieres, das an dem Mundrohr und einer feinen, unterhalb des Mundrohres horizontal ausgespannten Membran aufgehängt ist. Vor und unter dem Rumpfe ragt von der ventralen Gehäusewand ein schräg nach vorn gerichtetes Septum bis zur halben Höhe des Gehäuselumens auf, das einen vorderen, unter dem Schnabel gelegenen Raum abtrennt. Außerdem setzt sich die feine horizontale Membran unter dem Mundrohre seitlich bis zur Gehäusewand, hinten bis zum unteren Rand des Fangapparates fort, und indem auch die Seitenränder des Fangapparates sich überall der Gehäusewand ansetzen, entsteht eine Gliederung des ganzen Gehäuselumens in vier Hauptkammern und zwei Nebenkammern: dorsal vom Fangapparat die Dorsalkammer, ventral von ihm die Ventralkammer; vor dem Fangapparat, hinter dem Septum und unter den Gitterfenstern die Rumpfkammer und vor dem Septum die Fluchtkammer. Die Ventralkammer setzt sich endlich jederseits lateral und dorsal zwischen den Flügeln des Fangapparates in eine Nebenkammer, die Zwischenflügelkammer, fort.

Beobachtet man nun nach dieser Orientierung ein Tier, das in karminhaltigem Wasser mit seinem Gehäuse umherfährt, so sieht man deutlich, wie ein lebhafter Wasserstrom durch die großen dorsalen Gitterfenster in die Einflußtrichter strömt und unterhalb des Rumpfes direkt in die Ventral- oder Schwanzkammer eintritt. Hier schwingt der Schwanz und treibt durch seine Undulationen das Wasser mit Gewalt der Schwanzspitze zu in das hintere Ende der Schwanzkammer hinein. Dadurch wird es in die mit derselben kommunizierenden Zwischenflügelkammern gepreßt und tritt nun am Rand der Flügel des Fangapparates in den Hohlraum desselben ein, dessen untere mediane Partie sich infolgedessen schnell mit Karminpartikelchen füllt und tiefrot färbt. Von Zeit zu Zeit schlürft das Tier diese roten Massen durch das Mundrohr in die Kiemenhöhle auf, so daß bald auch die Speiseröhre rot gefärbt wird. Hält die Tätigkeit des Schwanzes an, so öffnet sich unterhalb der Schleppfäden am hinteren Gehäusepol eine Papille, und es spritzt das Wasser mit Gewalt zu der Öffnung heraus und treibt das Gehäuse schnell durch das Wasser. Die Intensität des austretenden Stromes hängt ganz von der Tätigkeit des Schwanzes ab; je kräftiger und zahlreicher die Undulationen, um so größer ist die aspirierende und die stoßende Wirkung des Ruderschwanzes, um so intensiver also auch der Einstrom und der Ausstrom. Wird der Strom sehr lebhaft, so überschlägt sich das Gehäuse fortwährend in ganz kurzen Spiralen, indem über den Gitterfenstern, deren Gitter vom Strom tief einge-



zogen werden, ein Strudel entsteht; wird der Strom schwächer, so beschreibt das Gehäuse immer flachere und weitere Spiralen, bis die Bewegung schließlich fast gradlinig wird. Je ein Buckel an der Seitenwand der Schwanzkammer und eine feine Querriefelung am Boden derselben ermöglichen der Appendicularie, die Schwanzspitze fest aufzustemmen und vollständig median einzustellen oder aber auch mehr nach rechts oder links zu verschieben. Dadurch wird das Fahrzeug lenkbar. Indessen dauert die Fahrt in dem karminhaltigen Wasser gewöhnlich nicht lange. Der Fangapparat verstopft sich oder das Gehäuse stößt gegen die Wand des Gefäßes, wobei im Dunkeln ein plötzliches helles Aufleuchten erfolgt, und nun reißt sich das Tier mit einem kräftigen Ruck vom Mundrohre und der Membran los, indem es den Schwanz kräftig gegen die Wand der Schwanzkammer stemmt, und entflieht über das Septum hinüber durch die Fluchtkammer ins Freie, das leere Gehäuse zurücklassend, das langsam niederzusinken beginnt. Unter dem Schnabel ist nämlich die vordere Gehäusewand in einem schmalen ovalen Felde äußerst dünn und an allen verlassenen Gehäusen durch einen senkrechten Riß geöffnet. Am bewohnten Gehäuse ist dieses Feld wahrscheinlich vollständig geschlossen, da hier kein Wasser ein- oder austritt und die Ränder der späteren Öffnung den Eindruck von Rißrändern machen. Da es lediglich zur Flucht benutzt wird, habe ich diese zarte, leicht zerreißliche Stelle Fluchtpforte genannt.

Im einzelnen erfordert die Funktion des Gehäuses noch einige Erläuterungen. Zunächst ist der Schwanz des Tieres nicht andauernd in Tätigkeit; vielmehr wechseln Undulationsperioden mit Ruheperioden ab, und der Übergang von der einen zur andern ist oft sehr plötzlich. Dabei ist die Exaktheit bemerkenswert, mit der die Bewegung des Gehäuses auf die Änderungen der Schwanztätigkeit reagiert. Dies wird durch besondere Einrichtungen an den Einströmungs- und Ausströmungsöffnungen ermöglicht (Fig. 1 Nr. 4). Wären die Einströmungsöffnungen dauernd geöffnet, so würde nur eine sehr geringe Drucksteigerung im Gehäuse möglich sein, und bei jedem Nachlassen der Undulationen, vor allem aber bei einer plötzlichen Sistierung derselben würde der Überdruck durch Entweichen des überschüssigen Wassers schnell wieder verloren gehen. Dabei würden die feinen Membranen des Gehäuseinnern starken Zerrungen ausgesetzt sein und leicht zerreißen und unbrauchbar werden. Nun befindet sich aber an dem vorderen Rand eines jeden Fensters unter dem Gitter eine undurchbrochene Membran angeheftet, die sich der Wandung des Trichters eng anlegt, solange das Wasser von außen einströmt, sich aber gegen das Gitterfenster preßt und es von innen seiner ganzen



Ausdehnung nach bedeckt, sobald das Wasser aus dem Gehäuseinnern zurückströmt. Es ist hier also ein Ventil geschaffen, das den Rückstrom des Wassers an dieser Stelle unmöglich macht. Auf der andern Seite ist die Ausflußöffnung am hinteren Gehäusepol aus elastischen Teilen gebildet, die in der Ruhe papillenartig nach innen vorspringen, durch den Druck des Wassers aber nach außen vorgetrieben und auseinandergedrängt werden, so daß die Öffnung sich weit auseinanderlegt. Sobald indessen der Wasserdruck unter eine gewisse Höhe sinkt, schnellt die Papille wieder zurück, und die Öffnung ist geschlossen.

Von ganz besonderer Bedeutung ist ferner der Bau des Fangapparates. In ihn tritt das karminbeladene Wasser von den Zwischenflügelkammern her ein, ladet alles Karmin in dem Fangapparate ab und tritt völlig klar in die Dorsalkammer wieder aus. Der Fangapparat enthält also offenbar eine äußerst feine Filtriereinrichtung, durch welche das durchströmende Wasser gereinigt wird. In der Tat zeigt eine genauere Untersuchung (Fig. 1, Nr. 5) vor allem auch von Gehäuseanlagen, daß das Wasser, nachdem es in den Fangapparat eingetreten ist, zunächst ungehindert von den Flügelrändern aus an der Innenfläche der Außenwand der Flügel entlang bis zum medialen, beide Flügel verbindenden Abschnitt gelangt, in dessen vorderen Abschnitt das Mundrohr sich ansetzt. Hier strömt also aus beiden Flügeln von rechts und links alles eingetretene Wasser zusammen. Ist das Mundrohr geschlossen, was anscheinend einfach durch die halbkreisförmige Unterlippe des Tieres geschieht, so kann es nur an der Innenfläche der medialen Wand des Fangapparates weiterströmen, muß hier aber einen dichten Reusenapparat passieren, der aus zahlreichen Fibrillen und Fäden gebildet wird und alle im Wasser suspendierten Körper zurückhält. Dieser Reuse gehören jene Linien an, die über die Fläche der Flügel hinlaufen; sie sind die Ansatzlinien von Septen, die den Reusenapparat in eine große Zahl nebeneinander herlaufender, enger Bahnen zerlegen, die sämtlich von dem ventralen medialen Teil des Fangapparates ihren Anfang nehmen und allmählich breiter werdend zum freien Rande der Flügel in der Dorsalkammer verlaufen, wo der Austritt des Wassers aus der Reuse erfolgt. Der Hohlraum jedes Flügels ist demnach durch ein Septum, das der Innen- und Außenfläche des Flügels parallel läuft, in zwei Kammern geschieden; die laterale Kammer ist frei und läßt Wasser und Nahrungskörper ungehindert passieren; die mediale Kammer hingegen ist durch Septen in einzelne schmale Gänge geteilt und jeder Gang wieder (Fig. 1, Nr. 6, 7) ist durch quer ausgespannte, dicht hintereinander folgende Fäden in eine äußerst wirksam filtrierende Reuse

verwandelt, die nur das Wasser durchläßt, die Fremdkörper aber zurückhält. Das Septum endet im medialen, gemeinsamen Abschnitt des Fangapparates zugleich mit der Reuse, deren Gänge und Fäden hier am dichtesten zusammengedrängt sind.

Der große Vorteil, den dieser Fangapparat der *Oikopleura* bringt, liegt auf der Hand.

Ohne diesen Apparat würde sie nur in derselben Weise wie die Ascidien und Thaliaceen sich Nahrung verschaffen können, indem sie durch den Mund Wasser aufnahme und die Kiemenhöhle durchströmen ließe. Hierbei würde der Endostylschleim die im Wasser enthaltenen Nahrungskörper festhalten und die Kiemengitter ein Entweichen durch die Kiemenspalten verhindern. Der Effekt dieses Nahrungsstromes ist natürlich abhängig von seiner Mächtigkeit, seiner Intensität und den Mitteln, dem durchströmenden Wasser die Nahrungsbestandteile zu entziehen. Bei Ascidien und Thaliaceen sind alle diese Punkte zu höchster Entwicklung gebracht durch die Weite der Mundöffnung, die Muskulatur des Rumpfes, den Bau der Kiemenhöhlenwandung und die mächtige Entwicklung des Endostyls. Bei den Copelaten aber sind umgekehrt die kleine, bei den Oikopleuren noch durch die Unterlippe verengerte Mundöffnung, das Fehlen jeglicher Rumpfmuskulatur, die Kleinheit oder gar das Fehlen des Endostyls, die Reduktion der Wimperbekleidung und der Kiemenspalten einer derartigen Nahrungsgewinnung so ungünstig wie nur möglich. Mit andern Worten: bei den Ascidien und Thaliaceen ist der Kiemenkorb zu einer ganz exzessiven Entwicklung gelangt, bei den Copelaten hingegen ist er sehr mäßig entwickelt oder gar reduziert.

In der Tat macht der Fangapparat die Nahrungsgewinnung vom Kiemenkorb unabhängig, indem die Filtration des Wassers außerhalb des Körpers in die Cuticula verlegt wird, der Kiemenkorb aber nur noch der Atmung und dem Transport der im Fangapparat gesammelten Nahrung in die Speiseröhre dient. Das ist dadurch erreicht, daß die Erzeugung des Wasserstromes, der die Nahrung herbeiführt, den Muskeln und Cilien des Rumpfes genommen und der Schwanzmuskulatur übertragen ist; allerdings muß zu dem Zwecke der Schwanz seine ursprüngliche Lage als hintere Verlängerung der Körperachse aufgeben und sich hinter dem Darmknäuel ventral- und oralwärts umbiegen; zugleich war aber eine solche Drehung seiner Medianebene nötig, daß seine Breitseiten der Bauchfläche des Rumpfes zugewandt wurden. Auf diese Weise gewann der Schwanz also eine neue und äußerst wichtige Funktion, ohne jedoch seine ursprüngliche Bedeutung ganz aufgeben zu müssen. Noch einschneidender war



die Wirkung der Ausbildung des Fangapparates auf das Hautepithel, da diesem nun die Aufgabe zufiel, statt einer einfachen schützenden Körperhülle einen in kurzen Zeitabständen sich erneuernden, äußerst komplizierten Apparat aufzubauen. Hierzu war vor allem eine möglichst weitgehende sekretorische Differenzierung der Matrixzellen und eine ganz bestimmte Anordnung derselben zu selbständig arbeitenden Zellterritorien nötig, damit die verschiedenen Elemente wie die Fibrillen, Membranen und Gallertlagen bei der Ablösung sich sicher und genau zu dem Fangapparat und dem Gehäuse zusammenfügen konnten. Außerdem aber muß der Fangapparat im fertigen Zustande in nächste Beziehung zum Munde und zum Schwanz gebracht sein, da ja letzterer das Wasser durch ihn hindurchtreiben und ersterer die angesammelte Nahrung aus ihm aufschlüpfen sollte. Es war also eine Konzentrierung der Cuticulabildner auf den vorderen Rumpfabschnitt notwendig und zugleich jede Gestaltsveränderung dieses Teiles durch Muskeln ganz ausgeschlossen, da dadurch unfehlbar die Ausscheidung und gegenseitige Lagerung der Fangapparatanlagen gestört werden müßte.

Die Leistungsfähigkeit des Fangapparates hängt natürlich von der Größe und Intensität des Durchstromes und der Wirksamkeit der in ihm liegenden Reuse ab. Erstere wird vor allem durch die Größe der den Fangapparat bildenden Matrixregion, bei den Oikopleuren also der FOLschen Oikoplasten bestimmt; die Wirksamkeit der Reuse wird von der Zahl der Septen und Fibrillen abhängen, die durch die hinteren Zellreihen der FOLschen Oikoplasten festgelegt wird; die Intensität des Durchstromes aber wird durch die Kraft bedingt, die der Schwanz zu erzeugen vermag und für die neben seiner Breite und Länge in erster Linie die Stärke seiner Muskulatur und die Elastizität seiner Chorda maßgebend sein muß. Vergleichen wir den Mundstrom einer *Oikopleura* mit dem Fangapparatstrom, so springt der enorme Vorteil, den der Fangapparat der Appendicularien bringt, sofort in die Augen.

Die Länge der medianen Verwachsungslinie beider Flügel, die dem unteren Rande des Fangapparatseptums entspricht, ist etwa 15mal länger als der Mundrohrdurchmesser; danach würde, weil ja an jeder Seite des Fangapparates ein Ein- und Ausströmen statthat, der Fangapparatstrom auf mindestens das 30fache des Mundstromes geschätzt werden. In Wirklichkeit wird aber die Überlegenheit noch größer sein, da offenbar die Schnelligkeit des Mundstromes durchschnittlich geringer sein wird. Es treibt das Tier also mittels des Schwanzes einen starken Wasserstrom quer an seinem Munde vorbei durch eine Reuse und schlürft mit dem Mundstrom nur die unter der Reuse liegen bleibende Nahrung auf.



*Oikopleura albicans* zeigt uns die höchste Ausbildung, die der Fangapparat bei den Appendicularien erfahren hat. Nicht nur wird das Wasser, bevor es in ihn eintritt, durch die Gitterfenster der Einflußtrichter von allen größeren Partikelchen befreit, sondern es ist auch der Fangapparat für die ganze Dauer seiner Tätigkeit fest in einem das ganze Tier umschließenden Gehäuse aufgehängt und das Tier vermag mit ihm, indem es schnell das Wasser durchfährt, immer neue Wassermassen zu filtrieren. Das Gehäuse ist dadurch nicht nur eine Hülle für den zarten und empfindlichen Fangapparat geworden, sondern zugleich ein ausgezeichneter Lokomotionsapparat für das Tier und schließlich auch ein Schutzapparat gegen Feinde, wie ihn wenig andre Tiere besitzen dürften, da das Tier bei der geringsten Störung das Gehäuse blitzartig verläßt und dem Feinde nur die leere Gallertmasse zurückläßt. Orangefarbene, bei jedem Stoß hell aufleuchtende Sekretröpfchen am Gehäuse und an den langen Schleppfäden dienen überdies zur Ablenkung der Aufmerksamkeit der Feinde vom Tier auf das Gehäuse.

Soweit der Bau der Gehäuse in Betracht kommt, sind alle Gehäuse der Oikopleuriden gleich gebaut; aber nur von *Oikopleura albicans* ist bisher der bei der Bewegung vorangehende Schnabel bekannt, der auf eine besonders hohe Ausbildung der lokomotorischen Funktion hinweist. Bei *Oikopleura dioica* ist es z. B. kugelförmig und bewegt sich rotierend durch das Wasser fort. Nur einigen wenigen Arten, darunter der in den Tropen außerordentlich häufigen *Oikopleura longicauda* fehlen die Matrixzellen für die Gitterfenster und Einflußtrichter; hier würde das Wasser also, wenn keine andere Vorkehrung getroffen ist, ohne vorherige Filtration in das Gehäuse eintreten. Der Fangapparat selbst aber stimmt auch hier mit dem aller andern Oikopleuriden überein. Dagegen ist nun bei den Fritillariden gerade der Fangapparat in anderer Weise ausgebildet.

Zunächst scheiden nur wenige Arten, die sofort an der Kürze ihres Rumpfes und der engen Verpackung von Darm und Keimdrüsen kenntlich sind, ein Gehäuse aus. Aber diese Gehäuse von *Kowalevskia* und *Appendicularia* (Fig. 2, Nr. 6, 7, 5) dienen kaum als Lokomotionsapparate, wenn auch der sie durchströmende Wasserstrom ihnen eine ganz langsame, kaum wahrnehmbare Fortbewegung erteilen kann; ferner enthalten dieselben, soweit bekannt, nur einen einzigen, einheitlichen, weiten Hohlraum, der nicht durch einen gesondert in ihm aufgehängten, flügelartigen Fangapparat in verschiedene Kammern zerlegt wird. Trotzdem dienen auch sie zweifellos zum Filtrieren von Wasser und zur Gewinnung geformter Nahrung. Leider sind diese Gehäuse bisher nur von FOL beobachtet,

der die Bedeutung der Fangapparate selbst bei den *Oikopleura*-Gehäusen nicht erkannte und die Gehäuse daher nur als Lokomotions- und Schutzapparate ansah. Doch wird man die Angaben dieses hervorragenden Beobachters im übrigen als durchaus zuverlässig ansehen dürfen. Auch liefert uns die Untersuchung des Oikoplastenepithels und der Gehäuseanlagen, sowie ein Vergleich mit den Gallertblasen der übrigen Fritillariden Material für weitergehende Schlüsse.

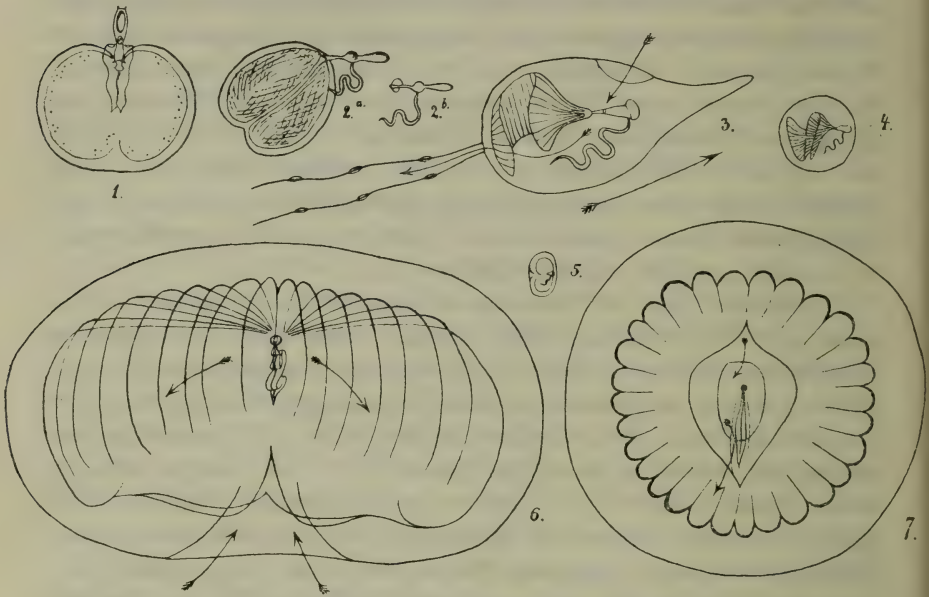


Fig. 2. Gehäuse und Gallertblasen verschiedener Appendicularien bei gleicher Vergrößerung: Nr. 1, Gallertblase von *Fritillaria megachile* nach FOL; Nr. 2 und 2a, Gallertblase in Tätigkeit und Ruhe bei *Fritillaria* sp.; Nr. 3, Gehäuse von *Oikopleura albicans*; die Pfeile deuten den Ein- und Austritt des Wassers an; der große Pfeil unter dem Gehäuse die Bewegungsrichtung des Gehäuses; Nr. 4, Gehäuse von *Oikopleura dioica*; Nr. 5, Gehäuse von *Appendicularia sicula* nach FOL; Nr. 6, Gehäuse von *Kowalevskia tenuis* nach FOL, Seitenansicht; Nr. 7, dasselbe von der Mündung aus gesehen. Die Pfeile in Nr. 6 u. 7 geben die Strömungsrichtung des ein- und austretenden Wassers an.

Das Gehäuse der sehr kleinen *Appendicularia sicula* (Fig. 2, Nr. 5), deren Rumpf nur 500  $\mu$  lang wird, hat einen Durchmesser von nur 1,5 und 2,5 mm, während das Gehäuse der wenig über 1 mm Rumpflänge erreichenden *Kowalevskia tenuis* (Fig. 2, Nr. 6, 7) 20 und 35 mm Durchmesser besitzt und daher selbst das Gehäuse der *Oikopleura albicans* an Größe übertrifft. Im Verhältnis zu ihrer Körpergröße scheidet daher *Kowalevskia* entschieden das größte Gehäuse unter



allen Appendicularien aus. FOL beobachtete nun an diesem Gehäuse folgendes: das außerordentlich klare und zarte Gehäuse hat die Form eines Rotationsellipsoides, dessen einer Pol von einer weiten, eiförmigen Öffnung durchbrochen ist, die in den weiten Hohlraum des Gehäuses führt. Auf dem Boden desselben, direkt unter dieser Öffnung, aber etwas dem spitzen Ende derselben genähert, ist der Rumpf des Tieres mit seiner Rückenfläche befestigt, und so orientiert, daß der Schwanz in die Längsachse der Öffnung fällt und schräg von unten nach oben gerichtet dem stumpfen Rande der Öffnung zugewandt ist. Die Wand des Hohlraumes ist wie die Oberfläche einer Melone mit zahlreichen (24—28) ganz regelmäßig verteilten und senkrecht stehenden Ausbuchtungen versehen, deren Scheidewände gegen die Rotationsachse vorspringen. Wenige Minuten nach der Entfaltung und dem Beginn der Schwanzundulationen beginnt das ursprünglich völlig klare Gehäuse sich zu trüben und bei Zusatz von Karminpulver zum Wasser erkannte FOL, wie unter den steten Undulationen des Schwanzes ein lebhafter Wasserstrom durch die orale Öffnung in das Gehäuse eintritt und auf den Rumpf des Tieres zuströmt. Der Eintritt erfolgt vor allem an der dem Schwanze abgewandten, also spitzen Hälfte der Mündung, was aus der Richtung des Schwanzes verständlich wird, der das Wasser nach seiner Spitze hin ansaugen muß. Das Wasser wird dann, vor allem rechts und links vom Schwanze zur Seite getrieben und tritt, nachdem es die Wand des Hohlraumes, wie FOL sagt, ihrer ganzen Fläche nach bespült hat (*après avoir suivi les parois de la cavité sur tout son pourtour*) an dem stumpfen Ende der Mündung wieder aus dem Gehäuse heraus. Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, daß das Wasser in Wirklichkeit nicht die Innenwand des Hohlraumes einfach bespült, sondern in dieselbe eintritt und daß die Septen und Ausbuchtungen der Innenwand, die ganz wie die Septen des *Oikopleura*-Fangapparates nach dem Tier zu convergieren, peripher aber weiter und weiter auseinanderweichen, tatsächlich der Reuse entsprechen und die Ursache sind, weshalb bald eine Trübung des ursprünglich völlig klaren Gehäuses erfolgt. Hierfür spricht ferner, daß von den Oikoplasten verschiedene Fibrillenlager angelegt werden, die nur auf eine Reusenbildung bezogen werden können und endlich daß die Undulationen des Schwanzes genau in derselben Weise wie bei den Oikopleuren und Fritillarien erfolgen. Die Gehäusemündung entspricht zunächst den beiden Einflußtrichtern der Oikopleuren, durch die das einströmende Wasser ebenfalls direkt dem Rumpfe und der Schwanzwurzel des Tieres zugeführt wird; aber die Orientierung des Tieres zu der Öffnung ist bei *Kowalevskia* ganz anders: dort ist der



Rücken den Einflußöffnungen zugewandt, hier umgekehrt der Bauch mit dem Schwanz. Wir haben es daher hier mit einer ventralen Öffnung zu tun, die die Funktionen der Einflußtrichter, der Ausflußöffnung und der Fluchtpforte zugleich versieht. Ich habe daher in der Figur 2, Nr. 6 das Gehäuse so orientiert, daß die Mündung nach unten gewendet ist und das Tier die gleiche Lage wie bei *Oikopleuren* und *Fritillarien* einnimmt.

Das zierliche Gehäuse von *Appendicularia sicula* (Fig. 2, Nr. 5) ist nicht so genau von FOL<sup>1</sup> studiert; doch lassen seine Angaben soviel erkennen, daß es ebenfalls einen einheitlichen weiten Hohlraum enthält, an dessen Wand das Tier mit dem Rumpfe aufgehängt ist und daß zum Ein- und Austritt des Wassers nur eine einzige Öffnung dient. Nach der Bildung der Oikoplasten und der Struktur von Gehäusanlagen werden ferner auch hier äußerst feine Reusenapparate sezerniert, an denen deutlich Septen und Quersäden sich nachweisen lassen. Da diese Fangapparate nicht wie bei *Oikopleura* in dem Gehäusehohlraum aufgehängt sind, müssen sie wie bei *Kowalevskia* in die Wand des Gehäuses eingeschlossen sein, so daß der Bau des Gehäuses von *Appendicularia* in allen wesentlichen Zügen derselbe ist wie bei *Kowalevskia*. Besonders bemerkenswert ist noch, daß die Zusammensetzung und Ausbildung der Oikoplastenregion bei *Appendicularia* schon ganz den Charakter der *Fritillaria*-Oikoplasten erkennen läßt.

Es würden die Gehäuse der Fritillariden also, wenn die hier gegebene Deutung von FOLs Beobachtungen und der eigenen Oikoplastenuntersuchungen richtig ist, im wesentlichen Schutzhüllen für das Tier und den kelchförmig ausgespannten, der Wand des Gehäuses eng angelegten Fangapparat sein, während ihnen die lokomotorische Funktion so gut wie ganz abzugehen scheint. Ihr Bau ist dementsprechend auch weit einfacher als der der Oikopleuridengehäuse.

Ihnen schließen sich nun als einfachste Bildungen, denen auch die Schutzfunktion abgeht und nur die nutritive Funktion erhalten bleibt, die Gallertblasen der *Fritillaria* an, die sowohl FOL wie auch ich selbst<sup>2</sup> beobachtet haben. Wie die Fritillaridengehäuse stellen dieselben Hohlblasen dar, deren Wand ein dichtes Netz von Fibrillen enthält, das als Fangapparat für geformte Nahrung dient und sich daher, wenn der Schwanz das Wasser hindurchtreibt, allmählich mit feinen Partikelchen füllt und trübt (Fig. 2, Nr. 2a). Genauerer über den Bau festzustellen, ist deshalb sehr schwer, weil diese Blasen

<sup>1</sup> Archiv zool. expériment. 1874. (Nouv. genre d'Appendiculaires.)

<sup>2</sup> Wissenschaftl. Meeresuntersuchung. Abt. Kiel. N. F. Bd. VII. 1902. S. 27.

nicht wie die Gehäuse dauernd ihre Form bewahren, sondern vermöge der Elastizität ihrer Fibrillen, sobald die Undulationen des Schwanzes aufhören, sich zusammenziehen und schließlich als ganz kleines, mit bloßem Auge nicht wahrnehmbares Gebilde in der Oikoplastenhöhle (Kapuze) verschwinden. Hier besteht also gar keine Möglichkeit, die Blasen in entfaltetem Zustande mit dem Mikroskop zu untersuchen und man ist lediglich auf die Lupenbetrachtung

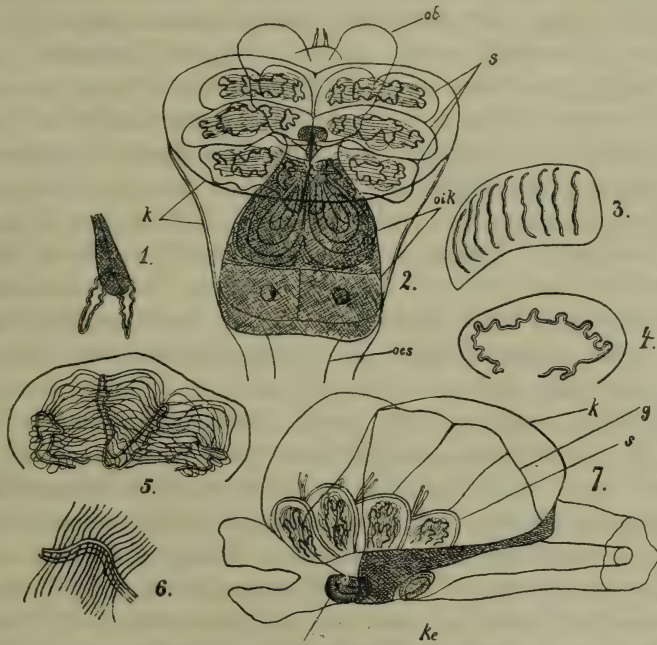


Fig. 3. Bau der Gallertblasen von *Fritillaria*: Nr. 1, Zwei Oikoplasten von *Fr. formica*, welche eine Fibrillenschlinge sezernieren; Nr. 2, Rückansicht des Vorderrumpfes von *Fr. formica*; ob, Oberlippe; k, Kapuze; s, Säcke der Gallertblasenanlage; oik, Oikoplastenepithel; oes, Oesophagus; Nr. 3, Sack von *Frit. pellucida*: Dorsalansicht; Nr. 4, derselbe in Seitenansicht, nur eine Fibrillenschlinge ist gezeichnet; Nr. 5, Sack von *Fr. formica*; Nr. 6, Ein Stück einer Schlinge aus Nr. 5 mit den durchtretenden Fäden; Nr. 7, Seitenansicht des Vorderrumpfes von *Fr. formica*, Bezeichnungen wie in Fig. 2, außerdem en, Endostyl; ke, Kiemengangsöffnung.

lebender, im Glase umherschwimmender Tiere und die Untersuchung der unentfalteten Blasen angewiesen. Im aufgeblasenen Zustande ist die Blase von *Fritillaria megachile*, deren Rumpf über 2 mm lang wird, 8,5–10 mm groß und zunächst wie die Gehäuse völlig glashell durchsichtig. Die unentfalteten Blasen (Fig. 3) zeigen sehr deutlich eine Zusammensetzung aus einer linken und rechten Hälfte, die aber



auch im aufgeblasenen Zustande noch zu erkennen ist (Fig. 2, Nr. 2a). Jede Hälfte wird aus einem von Gallertmasse umhüllten Sacke gebildet, in dessen Hohlraum ein oft sehr kompliziertes System von Fibrillen liegt, das in seiner Zusammensetzung nach den Arten wechselt. So findet man bei *Fr. formica* (Fig. 3, Nr. 2 u. 5) in jedem Sacke vier kräftige Schlingen, die senkrecht auf der Matrix stehen und der Medianebene parallel gerichtet sind. Sie entsprechen wahrscheinlich den Septen im *Kowalevskia*- und *Oikopleura*-Fangapparate. Die Fibrillen sind aber der Länge nach gespalten (Fig. 3, Nr. 6) und durch den Längsspalt treten in regelmäßigen Abständen nebeneinander liegend zahlreiche feine, nicht gespaltene Fäden, die auf diese Weise alle vier Schlingen von der medialen zur lateralen Wand des Sackes hin durchziehend, eine innere fibrilläre Auskleidung des Sackes bilden und den Querschnitten im Fangapparate der *Oikopleura* und der *Appendicularia sicula* zu vergleichen sein dürften. Der Abstand der Fäden voneinander betrug in der Anlage nur 4  $\mu$ . Zwei, drei oder mehr solcher Sackpaare mit ihrer Gallertdecke liegen hintereinander in der Oikoplastenhöhle (Fig. 3, Nr. 2 u. 7); funktionsfähig ist offenbar nur das vorderste Paar; die hinteren Paare sind jüngere, als Reserve dienende Anlagen. Bei *Fr. pellucida* (Fig. 3, Nr. 3, 4) ist die Gallerthülle außerordentlich dünn, die Schlingen weit zahlreicher (10—11 in jedem Sacke) und die Säcke weit umfangreicher. An der Innenwand der Oikoplastenhöhle münden einzelne Drüsenzellen, die wohl die Aufgabe haben, das Hervorgleiten der Blasen aus der Höhle und das Zurückschnellen zu erleichtern. FOL gibt an, daß die Blase zwei einander gegenüberliegende Öffnungen besitze; an die eine setzt der Mund des Tieres sich an, sie entspricht also der Öffnung des Mundrohres im *Oikopleura*-Gehäuse. Die *Fritillaria* hat also ganz die gleiche Lage zu ihrer Gallertblase wie die *Oikopleura* zu ihrem Fangapparat. Ganz wie bei dieser treibt ferner der Schwanz der *Fritillaria* durch seine Undulationen das Wasser in den Fangapparat hinein und füllt denselben, wodurch eben das Anschwellen und die völlige Entfaltung der Blasen herbeigeführt wird. Da aber der Fangapparat hier nicht an den Wandungen eines Gehäuses befestigt und ausgespannt ist, sondern frei im Wasser schwebt, so muß er, sobald der Wasserstrom ihn nicht mehr durchfließt, in sich zusammensinken. Hierbei wird eine wichtige Aufgabe der Schlingen sein, dies Zusammensinken in ganz bestimmter, zweckmäßiger Weise vor sich gehen zu lassen, damit die Entfaltung stets wieder leicht erfolgen kann. Denn Ruhe und Tätigkeit folgt, wie ich selbst beobachten konnte, ab und an sehr schnell aufeinander. Da der Schwanz das Wasser in den Hohlraum der Blase hineintreibt, muß



notwendigerweise an der Unterfläche der Blase dem Schwanze zugewandt eine Öffnung sich befinden, durch die das Wasser einströmt. Auch hängt die Blase etwas nach unten geneigt vor dem Munde (Fig. 2, Nr. 2a), so daß sie eine große Fläche dem Munde zukehrt. Diese Öffnung haben aber weder FOL noch ich selbst gesehen, was bei der Schwierigkeit der Beobachtung indessen nichts gegen ihr Vorhandensein beweist. Der Abfluß des Wassers aus der Blase erfolgt nach FOL durch eine Öffnung am hinteren Pol. Die voll entfaltete Blase, die vielfach größer ist als das Tier, das nur als kleiner Anhang desselben erscheint, hemmt selbstverständlich jeden Ortswechsel, und erst, wenn der Fangapparat wieder zusammengefallen und in der Oikoplastenhöhle verstaubt ist, schnellt sich die *Fritillaria* durch kräftige und schnelle, nicht mehr undulierende Schwanzschläge durch das Wasser fort. Ortsbewegung und Nahrungsgewinnung sind also bei *Fritillaria* zeitlich getrennt und schließen sich aus; der Schwanz dient nie gleichzeitig beiden Aufgaben wie bei den Oikopleuriden.

Überblicken wir nun noch einmal kurz die verschiedene Ausbildung der Gehäuse und Gallertblasen der Appendicularien, so tritt vor allem hervor, wie die Bildung eines Fangapparates den Ausgangspunkt und zugleich den Kernpunkt derselben bildet. Mit Ausnahme von *Kowalevskia*, wo der Fangapparat radiär und einheitlich um eine zentrale Drüsenzelle herum angelegt wird, fügt er sich bei allen andern Appendicularien aus einer oder mehreren rechten und linken Anlagen zu einem einheitlichen Apparat zusammen. Eine gemeinsame Hülle, die entweder ganz dünn, membranartig, oder aber dick gallertig ist, umschließt das Ganze und kann durch weitere Komplikationen zu einem Gehäuse ausgebildet werden. Der Fangapparat hängt entweder vor dem Tiere wie bei *Fritillaria* und *Oikopleura* oder ist glockenförmig ausgespannt, und umschließt das Tier, das im Mittelpunkt des Glockenbodens befestigt ist, wie bei *Kowalevskia*. Im einfachsten Falle schwebt der Fangapparat frei im Wasser wie bei *Fritillaria*, er sinkt dann bei jeder Schwanzruhe zusammen und bedarf eines besonderen Schutzes in der Oikoplastenhöhle. Bei den übrigen Appendicularien dagegen ist er fest an der Wand einer im Wasser starren Hülle ausgespannt und diese Form ist dann der Ausgangspunkt für eine immer höhere Ausbildung geworden, indem sie zunächst eine Schutzhülle nicht nur für den Fangapparat sondern auch für das Tier wurde (*Kowalevskia*, *Appendicularia*), dann zu einem Fahrzeuge weiter gebildet wurde und schließlich durch Ventilbildungen, elastische Verschlüsse, Stützeinrichtungen für den Schwanz, Schutzgitter über den Einstromungs-

öffnungen, Schleppfäden, bei Berührung aufleuchtende Sekretröpfchen und eine besondere Fluchtöffnung jene überaus hohe Ausbildungsstufe erreichte, die wir bei *Oikopleura albicans* gefunden haben.

Die einfachsten wie die kompliziertesten Gallertbildungen der Appendicularien sind nur relativ sehr kurze Zeit in Gebrauch; dann werden sie abgeworfen und durch einen neugebildeten Apparat ersetzt. Wie lange die Gallertblasen der Fritillarien verwendet werden, wissen wir bisher nicht; die Reserveanlagen in der Oikoplastenhöhle sprechen aber dafür, daß ein Ersatz sehr häufig eintreten muß. Bei den Gehäuse bildenden Arten wird die Zeit, während der ein Gehäuse benutzt wird, noch dadurch eingeschränkt, daß das Tier bei jeder Gefahr das Gehäuse preisgibt und verläßt und bei den Oikopleuriden muß ferner jede Defäkation früher oder später zur Aufgabe des Gehäuses führen, da die großen Kotballen nicht aus dem Gehäuse entfernt werden können. Aber auch ohne besondere Anlässe werden die Gehäuse und die Blasen mit der Zeit dadurch unbrauchbar, daß die Reusen des Fangapparates sich allmählich verstopfen. In der Gefangenschaft erfolgt der Abwurf gewöhnlich sehr bald und die Neubildungen folgen sich sehr schnell, so daß in wenigen Stunden mehrere Gehäuse gebildet werden. Das beruht aber offenbar auf den unnatürlichen Verhältnissen unter denen solche Tiere stehen. So fand FOL, daß eine *Kowalevskia tenuis* alle 2 Stunden ein neues Gehäuse bildete und ich selbst konnte bei einer *Oikopleura rufescens* in 24 Stunden die Bildung und Benutzung von 6 Gehäusen beobachten. Nur eins von diesen hatte einen dicht gefüllten Fangapparat, bei den 5 andern enthielt derselbe zwar auch Filtrationsrückstände aber nur in sehr geringer Menge. Jedenfalls beweisen aber beide Beobachtungen, daß eine so schnelle und häufige Neubildung vollständig funktionsfähiger Gehäuse möglich ist. Da ferner auch unter den frisch gefangenen und sofort getöteten Oikopleuren sich vielfach Individuen finden die 2 oder selbst 3 Gehäuseanlagen übereinander liegend tragen und in der Regel jedes Tier eine Gehäuseanlage auf dem Oikoplastenepithel trägt, muß auch unter den natürlichen Lebensverhältnissen die Gehäuseneubildung sehr schnell erfolgen und in 24 Stunden ein wiederholter Abwurf stattfinden. Die Zahl der Gallertblasen oder Gehäuse, die ein Individuum während seines ganzen Lebens produziert, muß daher eine recht erhebliche sein, auch wenn die Lebensdauer nur wenige Wochen währen sollte.

Das Eigenartige, wodurch die Cuticula der Appendicularien sich von der aller andern Tiere unterscheidet, ist, daß sie einen Fangapparat für die Nahrung bildet und dieser Apparat durch den



Schwanz in Funktion gesetzt wird. Die typische Bedeutung der Cuticula ist ja zweifellos die einer Schutzhülle und oft zugleich einer Stütze für die Weichteile oder den ganzen Körper; so bildet sie eine Schale, einen Panzer oder auch, wie bei vielen Protozoen ein Gehäuse, das das ganze Tier umschließt. Auch kann sie für die Lokomotion von allergrößter Bedeutung werden, aber eine nutritive Bedeutung erlangt sie, so viel mir bekannt, nur noch bei einer andern Tunicatengruppe, bei den Ascidien, jedoch auf einem ganz andern Wege. Hier dringen nämlich zahlreiche Mesenchymzellen und verzweigte, von Blutgefäßen durchzogene Hautfortsätze in ihre Substanz ein, so daß sie vollständig den Charakter einer Cuticula verliert und zu einer lebendigen, am Stoffwechsel des Tieres lebhaft beteiligten Hülle wird. SEELIGER<sup>1</sup> spricht ihr daher sicher mit Recht eine große Bedeutung für die Respiration und Ernährung der Ascidien zu, indem die Mesenchymzellen die zahlreich in der aus Kohlehydraten bestehenden Cuticula sich ansiedelnden Algenzellen verzehren, vielleicht aber auch die Cuticula selbst als eine Art Reservennahrung vom Tiere aufgespeichert wird, und die Blutgefäße den Gasaustausch vermitteln. Hier verliert also die Cuticula ihren ursprünglichen Charakter vollständig, während sie bei den Appendicularien ihn streng bewahrt, und keine zelligen Elemente in den Bau der Gehäuse und Gallertblasen übergehen.

Es ist aber ferner charakteristisch für die Appendicularien-Cuticula, daß sie ihre Funktion erst auszuüben vermag, nachdem sie sich von der Matrix gelöst hat und Wasser zwischen sie und die Haut getreten ist. Erst nach dem Häutungsprozeß, der hier als Entfaltung der Anlage zum Gehäuse oder zur Blase auftritt, beginnt ihre Arbeitsleistung. Etwas Ähnliches kommt bei den Gehäusebildungen der Protozoen häufiger vor, so vor allem bei den Tintinnen, die in ihrer abgesprengten Cuticula umherschwimmen. Auch darin besteht eine Übereinstimmung, daß die Tintinnen leicht ihr Gehäuse verlassen und daher auch wahrscheinlich imstande sind, wiederholt neue Gehäuse zu bilden. Doch ist ihre Konstruktion, selbst wenn man die feine Wabenstruktur und die Rippenbildung in Betracht zieht, sowie ihre Funktion weit einfacher als die der Copelaten-Cuticula.

Der 2. Punkt betrifft die Ausnutzung der im Meere vorhandenen geformten Nahrung durch die Fangapparate der Appendicularien und die Schlüsse und Untersuchungen, zu denen uns diese Fangergebnisse der Copelaten führen.

<sup>1</sup> BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. III, Supplement, *Tunicata*, 1898, S. 261 ff.



Wir sahen oben, daß zwar die Gehäuse mancher Arten eine ansehnliche Größe erreichen und Durchmesser bis zu 10 cm besitzen, und zweifellos werden die Gehäuse des riesenhaften, von CHUN entdeckten *Bathochordaeus* noch ganz erheblich größer sein. Wollte man aus der Rumpflänge einen Schluß auf die Größe des Gehäuses ziehen, indem man das Verhältnis beider Größen bei andern Oikopleuriden als Ausgangspunkt nähme, so würde man auf ein Gehäuse von 12–35 cm Durchmesser schließen müssen. Aber diese großen Gehäuse, die natürlich auch entsprechend große Fangapparate umschließen, sind in den warmen Gebieten des Meeres sehr selten; nur in den polaren Strömungen und vor allem im arktischen und wahrscheinlich auch im antarktischen Gebiete, wo wenige große *Oikopleura*-Arten zu Zeiten in großer Menge auftreten, werden sie ab und an häufig. Im warmen Gebiete aber sind Gehäuse von 1½, 2 oder gar 3 cm Durchmesser die größten, welche zahlreicher auftreten. Überall im Ozean, sowohl in den polaren wie in den warmen Gebieten kommen indessen neben diesen großen und riesenhaften Gehäusen kleine und sehr kleine Gehäuse von wenigen mm Durchmesser vor, die zum Teil den jugendlichen Individuen der großen Arten, zum Teil aber auch den erwachsenen Tieren der kleineren Arten angehören und im ganzen gemäßigten und warmen Gebiete des Weltmeeres bilden diese kleinen Gehäuse die weitaus überwiegende Menge.

Die Wassermasse, welche eine Appendicularie in einem dieser Gehäuse pro Stunde durch den Fangapparat treiben und filtrieren kann, kann naturgemäß nur eine recht kleine sein, um so mehr als das Tier keineswegs andauernd Wasser durch sein Gehäuse treibt, sondern vielfach den Schwanz pausieren läßt und auch nur ein Teil des in das Gehäuse eintretenden Wasser filtriert wird, ein andrer Teil hingegen direkt zur Ausflußpforte getrieben wird und nur der Lokomotion des Gehäuses dient. Für ein Gehäuse von *Oikopleura albicans* von 1,7 cm Länge habe ich versucht eine Schätzung des stündlichen Wasserverbrauches durchzuführen, indem ich annahm, daß der aus dem Gehäuse austretende Wasserstrom eine Durchschnittsgeschwindigkeit von 50 mm in der Sekunde hat<sup>1</sup>. Da die Ausflußöffnung im Maximum eine Fläche von 0,15 qmm besaß, würden bei ununterbrochenem Ausstrom stündlich 27 ccm Wasser durch sie aus-

<sup>1</sup> WALLENGREEN (Zur Biologie der Muscheln. I. Die Wasserströmungen, Lund 1905, S. 23) stellte für die Strömung, welche die Mantelhöhle der Muscheln durchströmt, eine Schnelligkeit von 38,5 mm in 1 Sekunde fest. Mein auf bloßer Schätzung beruhender Wert für die Appendicularien wäre also beträchtlich höher.

strömen, oder ein Wasserwürfel von 3 ccm Seitenlänge abfiltriert werden. Im Verhältnis zum Gehäuse erscheint diese Leistung sehr klein, obwohl sie mehr als das 1000fache des Volumen des Tieres beträgt. Der Vorsicht halber wollen wir daher annehmen, daß *Oikopleura albicans* im erwachsenen Zustande tatsächlich stündlich etwa 27 ccm Wasser durch ihren Fangapparat filtriert, trotz der häufigen Arbeitspausen und trotzdem nicht alles das Gehäuse verlassende Wasser filtriert wird. Wir werden dann, da die Mehrzahl der das Meer an irgend einer Stelle bevölkernden Appendicularien erheblich kleiner zu sein pflegt, zu dem Schluß geführt, daß diese Tiere im allgemeinen stündlich nur wenige ccm Wasser, vielleicht 5—10 ccm zu filtrieren vermögen und also aus dieser kleinen Wassermenge ihren stündlichen Bedarf an geformter Nahrung müssen decken können.

Es entsteht nun naturgemäß die Frage: finden die Appendicularien überall im Meere so viel geformte Nahrung, um mittels ihrer Fangapparate erfolgreiche Filtrationen ausführen zu können, oder sind weite Gebiete des Meeres so arm, daß dort die Appendicularien sich ganz oder doch zum Teil auf andre Weise ernähren müssen, oder eben keine Existenzbedingungen mehr finden und ganz fehlen?

Nur die Tiefsee könnte eine derartige Nahrungswüste für die Appendicularien sein; denn überall sonst, im flachen Küstengebiet und auf hoher See in der Mitte der Ozeane, im polaren und im warmen Wasser bilden die Appendicularien ihre Gehäuse und füllen mit Hilfe der Fangapparate ihren Darm mit geformter Nahrung an. In der Tiefsee aber ist die Zahl der Appendicularien eine so geringe im Vergleich zu den oberen durchlichteten Wasserschichten, daß ihre Existenz hier offenbar sehr erschwert sein muß, denn während ein vertikaler Schließnetzfang aus 200—0 m Tiefe im atlantischen Ozean noch 700—9000 Appendicularien enthält, bringt ein ebensolcher Fang aus der Region zwischen 200 und 3000 m nur noch 0—80 Individuen herauf und unterhalb 3000 m ist bisher überhaupt noch kein Copelat erbeutet worden<sup>1</sup>. Wir kennen aber trotzdem keine einzige Appendicularienart, die mit Sicherheit als besondere Tiefsee-Art bezeichnet werden könnte, wenn auch einige Spezies wie vor allem *Oikopleura parva* in den Tiefen unterhalb 200 m prävalieren. Alle in der Tiefsee gefundenen Appendicularien haben daher den gleichen Bau der Oikoplasten, des Schwanzes und Kienkorbes wie die in den oberen Schichten des Meeres lebenden

<sup>1</sup> LOHMANN, Appendicularien der Plankton-Expedition, 1896, S. 123.



Individuen<sup>1</sup> und gewinnen daher zweifellos auch auf die gleiche Weise durch die Fangapparate ihre Nahrung, wenn auch bisher keine direkten Beobachtungen über die Gehäusebildung und den Darminhalt solcher in der Tiefsee gefundenen Appendicularien vorliegen. Derartige Untersuchungen aber würden von sehr großem Interesse sein, da sie uns zeigen würden, welcher Art die Nahrung in der Tiefe ist, wo die Protophyten nicht mehr zu leben vermögen und daher nur Ruhezustände von Pflanzen, dann Protozoen und Detritus, sowie Bakterien in Betracht kommen würden.

Ein reiches Beobachtungsmaterial steht uns dagegen über die Nahrung der Appendicularien in den oberen Wasserschichten zur Verfügung.

Zunächst vermochte ich in der Ostsee und im Mittelmeer direkt den Fangapparat der Gehäuse verschiedener Oikopleuren-Arten zu untersuchen. Hierbei ergab sich, daß derselbe stets eine große Menge kleinster Protophyten und Protozoen, meist auch viel Detritus und in einigen Fällen eine sehr große Zahl von Bakterien enthielt. Unter den Protophyten waren Gymnodinien, nackte Chrysomonadinen und Conolithophoriden, sowie kleinste Diatomeen (Thalassiosiren, Synedren, Naviculaceen) am bemerkenswertesten; von den Protozoen waren kleine nackte Flagellaten am häufigsten und wiederholt kamen Amöben vor. Eine Auswahl der wichtigsten und interessanteren Formen ist in Fig. 4 zusammengestellt. Alle Figuren sind in gleicher Vergrößerung gezeichnet; die größte Form (Nr. 27) ist 27  $\mu$  lang. Es fehlen vollständig in den Fangapparaten alle sperrigen Diatomeen, wie *Chaetoceras*, *Skeletonema*, *Bacteriastrum*, *Rhizosolenia* usw., ebenso im allgemeinen alle Tintinnen, Radiolarien, Globigerinen und größeren Peridineen. Man kann im großen und ganzen sagen, daß in den Fangapparaten der Oikopleuren mittlerer Größe sich im wesentlichen nur solche Organismen finden, die das Planktonnetz aus feinsten Müllergaze 20 nicht mehr fängt. Müllergazenetze und Fangapparate der Appendicularien ergänzen sich in dieser Weise ausgezeichnet. Natürlich ist es möglich, daß die riesenhaften Gehäuse der polaren Appendicularien und des *Bathochordaeus* auch erheblich größere Organismen erbeuten; doch werden auch sie im Fangapparat die kleinsten Formen zugleich mit zurückhalten, so

---

<sup>1</sup> *Bathochordaeus abyssorum* hat allerdings einen sehr abweichenden Bau des Kiemenkorbes, der außerordentlich reduziert erscheint, ist aber eine echte Oikopleuride und speziell der Schwanz und das Oikoplastenepithel beweisen, daß auch diese Riesenform die gleiche Art des Nahrungserwerbes hat, wie alle andern Appendicularien.



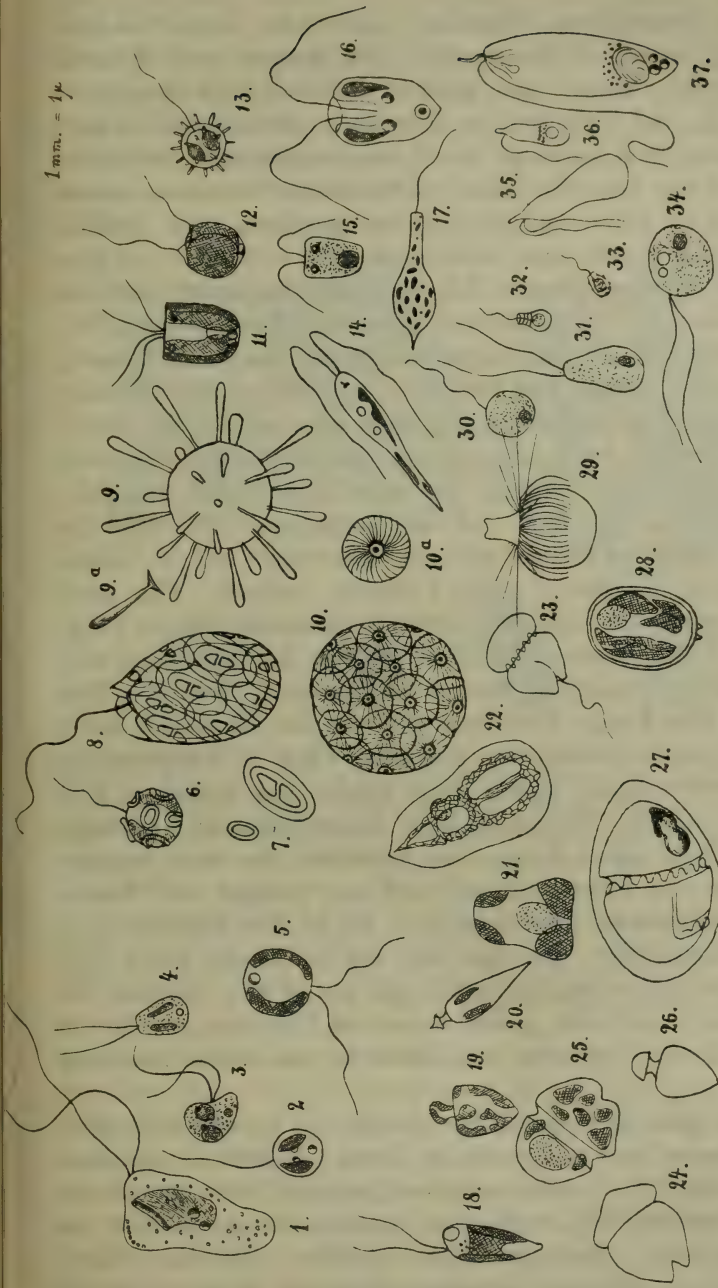


Fig. 4. Auswahl von Nahrungsorganismen der Appendicularien, soweit sie nicht Diatomeen sind. Die Vergrößerung ist überall dieselbe (1000 $\times$ ): Nr. 1–5, nackte Chrysomonadinen; Nr. 6–10, Coccolithophoriden und zwar Nr. 6, *Pontosphaera hualeyi*, Nr. 7, einzelne Coccolithen von *P. hualeyi* und *Coccolithophora wallichii*; Nr. 8, *Coccolithophora wallichii*; Nr. 9, *Rhabdosphaera claviger*; Nr. 9a, einzelner Rhabdolith; Nr. 10, *Coccolithophora leptopora*; Nr. 10a, einzelner Coccolith; Nr. 11–12, 14–17, Phytoflagellaten mit grünen Chromatophoren und zwar Nr. 11, *Carteria* sp.; Nr. 12, *Phacomonas pelagica*; Nr. 13, Chrysomonadine mit stäbchentragender Schale; Nr. 14, *Eutreptia* sp.; Nr. 15, *Cryptoglena* sp.; Nr. 16, *Cryptomonas pelagica*; Nr. 17, *Euglena* sp.; Nr. 18, *Rhodomonas pelagica*; Nr. 19–28, *Peridiniales* und zwar Nr. 19, 20, 21, *Amphidinium*; Nr. 22, *Achratia pulchra*; Nr. 23, 24, 25, *Gymnodinium*; Nr. 26, *Amphidinium*; Nr. 27, *Pouchetia*; Nr. 28, *Exuviaella baltica*; Nr. 29, *Halteria rubra*; Nr. 30, 31, nackte Monaden; Nr. 32, 33, *Calycomonas*; Nr. 34, nackte Monadine; Nr. 35, *Oxyrrhäs*; Nr. 36, 37, *Rhynchomonas marina*.

daß ihre Speisekarte nur reichhaltiger, nicht aber wesentlich verschieden ist.

Bei Laboe kommt nur *Oikopleura dioica* vor, deren Gehäuse (Fig. 2, Nr. 4), 5 mm Größe erreicht; bei Messina und Syrakus wurden außer den bis 17 mm großen Gehäusen von *Oikopleura albicans* auch die viel kleineren von *Oikopleura cophocerca* (3—4 mm) *dioica* (2—5 mm) und *rufescens* (5—8 mm) untersucht. Selbst zu den Zeiten, wo die Appendicularien nicht häufig vorkamen, waren immer Gehäuse zu finden und stets waren dieselben reich gefüllt. Zur Untersuchung wurden nur frisch vom Tier verlassene Gehäuse ausgewählt, da in alten, längere Zeit treibenden Gehäusen natürlich sich eine Wucherung von Bakterien, gewissen Diatomeen und Monadinen einstellt und die Zusammensetzung des Fanges vollständig ändert. Bei einer Reihe von Gehäusen von *Oikopleura albicans*, deren Fangapparat nur mittelmäßig gefüllt war, so daß der Inhalt unter dem Mikroskop leicht ausgebreitet und durchmustert werden konnte, stellte ich durch Zählung den ungefähren Gehalt von Nahrungsorganismen fest und fand, daß ein Fangapparat 950—2150 Organismen (die Bakterien wurden nicht berücksichtigt) und im Durchschnitt aus fünf Gehäusen 1650 Protisten enthielt. Ein reich gefüllter Fangapparat enthielt aber 40000 Organismen. Da der Fangapparatinhalt stets nur einen Bruchteil des von der *Oikopleura* mittels des Gehäuses gemachten Fanges repräsentiert, weil das Tier ja immer von dem Fange abschlüpft und nur der Rückstand sowie der seit dem letzten Abschlürfen gemachte Fang im Fangapparate angetroffen werden kann, geben diese Zahlen ein treffendes Bild von dem Reichtum des Mittelmeeres an diesen kleinsten Nahrungsorganismen. Denn diese Menge von Protisten, die eine reichgegliederte Fauna und Flora bildeten, muß aus wenigen ccm Wasser von den Appendicularien gewonnen sein. Es ist dies Ergebnis aber um so bemerkenswerter, als man aus der tiefblauen Farbe (der Wüstenfarbe des Meeres nach SCHÜTT) und der großen Klarheit des Mittelmeerwassers auf eine große Armut an Plankton geschlossen hat, ein Schluß, der indessen auch sonst zu mancherlei Bedenken Anlaß gibt.

Laboe liegt ganz im flachen Küstengebiet; vor Syrakus fällt allerdings das Jonische Meer rapide bis zu Tiefen von 1000 m und mehr ab, der Küsteneinfluß ist daher sehr viel geringer, aber doch kaum vollständig auszuschließen, auch wenn man die Fänge, wie ich das vielfach getan habe, über der Tiefsee ausführt. Für den offenen Ozean aber stehen mir keine Untersuchungen von Gehäusen zu Gebote. Ich bin daher hier auf die Untersuchung des Darminhaltes



und der Gehäuseanlagen in konserviertem Material angewiesen, um die Frage nach dem Gehalt des Meeres an Copelaten-Nahrung weiter zu prüfen. Hierfür aber lieferte mir die Deutsche Südpolar-Expedition ein ausgezeichnetes Material, da sie sowohl im Atlantischen und Indischen wie im Antarktischen Ozean in größter Landferne gefischt hat. Bei der Untersuchung dieses Appendicularien-Materials zeigte sich zunächst, daß überall in jenen landfernsten Stationen der Darm der Tiere dicht mit Fäkalmasse gefüllt war; vielfach enthielt nicht nur der Enddarm, sondern auch der Darm einen

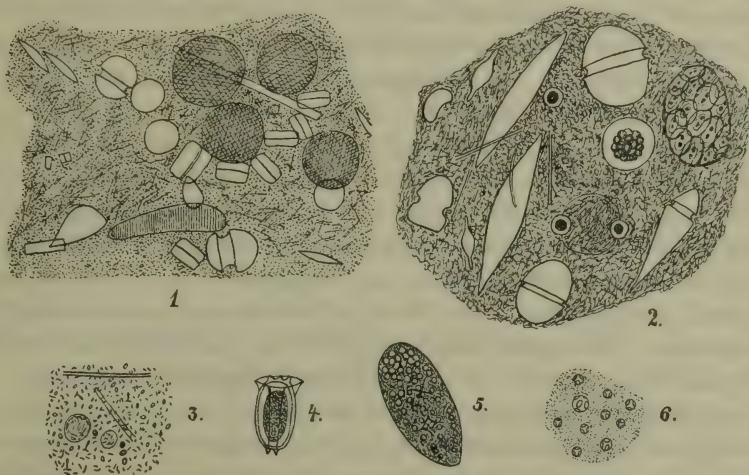


Fig. 5. Darminhalt von Appendicularien: Nr. 1, *Oikopleura longicauda* aus der Mitte des südatlant. Ozeans (5. X. 01; 600 $\times$ , Zeichenprisma); Nr. 2, *Oikopleura albicans* aus dem offenen Indischen Ozean (8. V. 03; 1000 $\times$ , Augenmaß); Nr. 3, *Oikopleura* sp. aus der Mitte des südatlantischen Ozeans (19. X. 01, Augenmaß); körnige Grundmasse des Inhaltes fein verteilt, aus zahllosen Coccolithen und Rhabdolithen, sowie vereinzelt Bruchstücken von Diatomeen bestehend; Nr. 4, Spore aus dem Darm von *Calanus* und *Salpa* aus dem offenen nordatlantischen Ozean (19. VII. 02, 1500 $\times$ ); Nr. 5, Fäkalballen von *Oikopleura rufescens* aus dem Roten Meere (11. III. 99) mit ca. 300 Schalen von *Pontosphaera huxleyi*; Nr. 6, ein kleiner Teil des Ballens fein zerteilt.

Ballen, während im rechten Magenlappen eine diffuse Masse Nahrung lag. Meist war die Masse noch grünlichgelb gefärbt mit bräunlichen, schwarzen und grauen Farbtönen. Nach der Herauspräparierung aus dem Darm, die zur genaueren Analyse durchaus notwendig ist, zeigte sich, daß die Grundmasse stets feinkörnig und farblos war, aber in größerer oder geringerer Menge Skeletreste von kleinen Peridineen, Diatomeen und Coccolithophoriden eingelagert enthielt. Oft löste sich bei Anwendung starker Vergrößerung auch fast die ganze Grundmasse in einzelne Coccolithen und Bruchstücke derselben



auf (Fig. 5, Nr. 3). In der Mitte des tropischen Atlantischen Ozeans vom Äquator an bis etwa in die Breite von Kapstadt zwischen dem 21. und 16. Grade W. Länge von Greenwich (28.IX—28.X01) ließen sich vier verschiedene Zusammensetzungen des Darminhaltes unterscheiden, die einen analogen Wechsel in der Planktonzusammensetzung des Meeres andeuten, indem am 28.IX *Peridinales* und Coccolithophoriden vorherrschten, am 5. Oktober kleine Diatomeen (Fig. 5, Nr. 1), am 7. und 11. Oktober die Coccolithophoriden und am 28. Oktober die *Peridinales* allein dominierten und die Hauptmasse der Nahrungsorganismen bildeten. Die wesentlichsten Nahrungsreste rührten von Organismen her, die 3—20  $\mu$  groß waren; doch fand sich auch ein Exemplar eines *Tintinnus*, der 36  $\mu$  lang und 14,5  $\mu$  breit war und eine *Synedra* von 75  $\mu$  Länge. Die *Peridinales* waren vor allem Amphidini und Glenodini, die Diatomeen kleine Thalassiosiren (10—12  $\mu$ ), Naviculaceen und Synedren, sowie kleine Coscinodisken (30  $\mu$ ). Unter den Coccolithophoriden waren *Pontosphaera huxleyi* (etwa 8  $\mu$ ), *Coccolithophora leptopora* (etwa 20  $\mu$ ) und *wallichii* (etwa 23  $\mu$ ) am häufigsten in ganzen Schalen, während die einzelnen Coccolithen außerdem auch zu *Rhabdosphaera claviger* und *Discosphaera tubifer* gehörten. Das Oikoplastenepithel war zum Teil in sehr starker Tätigkeit begriffen gewesen, auch fanden sich abgesprengte Gehäuseanlagen. Untersucht wurden Individuen von *Oikopleura albicans*, *rufescens*, *cophocerca* und *longicauda*.

Aus dem Indischen Ozean wurden Appendicularien von zwei Stationen (8. und 15.V03) südlich von Mauritius und Rodriguez in etwa 25 und 27° südl. Breite mit dem gleichen Erfolge untersucht. Der Darm war auch bei ihnen dicht gefüllt und es überwogen die kleinen Diatomeen und Peridineen (Fig. 5, Nr. 2), während Coccolithophoriden selten waren. Größere Skelette wurden überhaupt nicht gefunden. Die Gehäusebildung war hier gleichfalls sehr rege gewesen und es fand sich neben mehreren abgesprengten Gehäuseanlagen sogar eine *Oikopleura rufescens*, die noch von der verzerrten Masse des vollständig entfalteten Gehäuses umhüllt war. Unter der Kapuze einer *Fritillaria formica*, deren Darm prall mit Fäkalien angefüllt war, lagen ferner wohlentwickelte Blasensäcke. Außer den vorhergenannten Arten wurde noch *Stegosoma magnum* untersucht.

Endlich wurde noch der Darm von Appendicularien untersucht, die dem Meere zwischen den Kerguelen und der Winterstation entstammten und unter dem 90° östl. Länge in etwa 58° südl. Breite (10.II02) gefangen waren. Eine Bestimmung war unmöglich, doch gehörten sie wahrscheinlich zu *Oikopleura valdiviae*. Der dicht ge-

füllte Darm enthielt fast reines Diatomeenmaterial, das vorwiegend aus Thalassiosiren, Fragillarien, Coscinodisken ( $36\ \mu$ ) und Naviculaceen ( $23\ \mu$  lang) bestand; doch kamen auch Bidulphien, Glenodinen und Gymnodinien vor. Bei allen Exemplaren war die Gehäuseanlage vorhanden.

Bei 6 Fäkalballen führte ich eine Zählung der erkennbaren Organismen aus, die 70—170, im Durchschnitt 100 Organismen pro Ballen ergab. Coccolithen, wie überhaupt alle Bruchstücke sind dabei natürlich fortgelassen. Berücksichtigt man, daß es sich hier nur um die widerstandsfähigen, derbe Hüllen oder Skelette besitzenden Formen handelt, alle nackten und zarteren Organismen aber fehlen, da sie im Darm zugrunde gehen oder wenigstens ohne Teilung nicht mehr nachweisbar sind, so erscheinen auch diese Werte nicht unbedeutend. Scheiden wir nämlich bei den oben angeführten Zahlen für den Inhalt der Gehäuse-Fangapparate bei Syrakus ebenfalls diese Organismen aus, so erhalten wir 5mal kleinere Werte. So sehr überwiegen in den Fangapparaten die skeletlosen, zarten Formen die widerstandsfähigen und skeletbesitzenden Organismen.

Interessant ist auch ein Vergleich des Darminhaltes dieser Appendicularien aus der größten Landferne des offenen Ozeans mit den Copelaten von Syrakus. Kleine Naviculaceen, Synedren, Glenodinen und Gymnodinien, vor allem aber Coccolithophoriden und deren Coccolithen waren die häufigsten Nahrungsreste; nur vereinzelt kam einmal eine Acanthometride ( $52\ \mu$ ), eine Plectellarie ( $32\ \mu$ ) eine *Chaetoceras*-Zelle oder ein Tintinnengehäuse vor. Zahlen kann ich nur für die Coccolithophoriden geben, von denen im Maximum rund 100 in 1 Ballen gefunden wurden (0—100; i. D. 20), während auf dem Ozean über 150 konstatiert wurden (0—152; i. D. 60). Auch die Peridinales und Diatomeen waren in den Fäces von Syrakus weit seltener als in denen aus der hohen See (6 im Maximum [!] gegen 70 und 80). Dieser Unterschied findet am einfachsten darin seine Erklärung, daß die Fäkalmassen überall im Küstengebiet Detritus beigemischt enthalten und die Menge desselben sogar so groß werden kann, daß unter ihm alle Organismenreste völlig verschwinden, während der Detritus auf der landfernen Hochsee ganz fehlt oder nur in minimaler Menge vorkommt und daher die Nahrungsorganismen den Darm viel dichter erfüllen. Diese Detritusbeimengung ist aber auch der einzige wesentliche Unterschied, der sich zwischen dem Darminhalt der den Küstenmeeren und der Hochsee entnommenen Copelaten erkennen läßt. Die Menge desselben muß den Appendicularien im allgemeinen sehr lästig fallen; denn er beschleunigt selbstverständlich die Verstopfung der Fangapparatreusen

und erfordert daher eine weit häufigere Gehäuseneubildung; außerdem aber füllt er den Darm des Tieres mit Massen, die einen nur sehr geringen, oft sicherlich gar keinen Nährwert besitzen. An den Darm und an das Oikoplastenepithel werden also mit wachsender Detritus-Menge wachsende Anforderungen gestellt, und darin dürfte es begründet sein, daß nur ganz wenige Arten, wie besonders *Oikopleura dioica* sich in der eigentlichen Flachsee dauernd halten können.

Die Untersuchungen der Gehäuse sowohl wie des Darminhaltes und der Tätigkeit der Oikoplasten haben also mit aller Klarheit ergeben, daß die Appendicularien jedenfalls überall in der gesamten durchlichteten oberen, 200—400 m mächtigen Wasserdecke des Weltmeeres von den Küstenrändern an bis zu den landfernsten Gebieten hin, durch ihren Fangapparat so viel geformte Nahrung dem Meer entziehen, daß sie ihren Darm prall damit anfüllen. Sehr wahrscheinlich gilt das Gleiche auch für die oberen Schichten der Tiefsee, soweit noch lebende Appendicularien dort vorkommen; aber es fehlen direkte Untersuchungen hierüber. Jedenfalls zeigt uns dieses Ergebnis, daß wenige ccm Wasser irgendwo im Ozean den durchlichteten Regionen entnommen überall eine reiche Zahl von Protophyten und Protozoen enthalten, wie sie den Appendicularien als Nahrung dienen. Unsere feinsten Planktonnetze vermögen diese Organismen ihrer Kleinheit wegen nicht zu fangen; wir müssen also andere Apparate anwenden, wenn wir dieselben in ihrem zeitlichen und räumlichen Auftreten und in ihrer allgemeinen Bedeutung für das Leben im Meere verfolgen wollen. Als Prüfstein aber für die Methoden, die wir anwenden, werden wir uns zweckmäßigerweise der Fangapparate der Appendicularien bedienen. Denn so lange wir weniger fangen als die Copelaten in ihren Reusen, sind unsere Methoden noch unvollkommen und verbesserungsbedürftig.

Derjenige Apparat, der nun bisher die besten Resultate liefert, ist die Zentrifuge, die mit Erfolg zuerst von DOLLEY<sup>1</sup> (1896) zur Gewinnung von Plankton angewandt wurde. Jedoch ist die Wirkung der Zentrifuge nicht gleich für alle Planktonorganismen und vor allem leisten die Metazoen der Sedimentierung erheblichen Widerstand, da die Zentrifugierung, wenn es sich um den Nachweis von nackten und kleinsten Protisten handelt, an lebendem Material aus-

<sup>1</sup> Proceed. Academ. Natur. Sci. Philadelphia 1896. p. 276 ff.



geführt werden muß. Ich schlug daher vor<sup>1</sup>, sie nur für dieses Kleinplankton anzuwenden und möglichst kleine (20 ccm und weniger) Wassermengen zu nehmen, da der Erhaltungszustand dann besser bleibt. Leider ist es mir bisher nur möglich gewesen, in der Ostsee mit der Zentrifuge zu arbeiten, obwohl es dringend notwendig erscheint, auch in warmen Meeren und vor allem auf offenem Ozean mit ihr Untersuchungen anzustellen.

Für die westliche Ostsee ergaben meine Untersuchungen nun folgendes<sup>2</sup>: Schon 15 ccm frisch geschöpften Meerwassers genügen auch während der planktonärmsten Zeit des Jahres zur quantitativen und qualitativen Untersuchung des Mikroplanktons, und ab und zu zwingt die Menge der Organismen, sich mit der Zentrifugierung von 10, 5 und selbst 3 ccm Wasser zu begnügen. Im Jahresdurchschnitt ließen sich in 1 ccm Wasser 737 Organismen nachweisen, von denen 722 Protophyten, 15 Protozoen und nur 0,1 Metazoen waren. Während des planktonarmen Februars sank diese Zahl auf rund 100 (94, wovon 82 Pflanzen, 12 Tiere) und stieg im planktonreichen Juni auf nahezu 3000 Organismen (2777, wovon 2760 Pflanzen und 17 Tiere). Hierbei sind die Bakterien, deren Zahl sich nicht durch Zählung ohne weiteres feststellen ließ, unberücksichtigt gelassen.

Von diesen Organismen kommt nun aber nur ein Bruchteil als Nahrung für die Appendicularien in Betracht, da alle größeren und alle sperrigen Formen nicht in die Gehäuse eintreten können oder doch nur so vereinzelt einmal durchschlüpfen, daß sie als Nahrung bedeutungslos sind. Hierher gehören in erster Linie die im Meere so häufigen *Chaetoceras* und *Skeletonema*, ferner die Ceratien und Tintinnen. Scheidet man sorgfältig alle Organismen in Copelatennahrung und unverwertbare Organismen, so bleiben von den 737 Organismen, die im Jahresdurchschnitt 1 ccm bevölkern, nur 165 als Nahrungsorganismen übrig, also etwa  $\frac{1}{5}$  der Summe; die Hauptmasse der Nahrung machen, wie auch der Fangapparatinhalt ja zeigte, die kleinen Peridiniales (70 Ind.) und andere, nicht zu den Diatomeen gehörende Algen (Chrysomonadinen usw. 68 Ind.) aus, während die Diatomeen (562) fast die ganze Masse der unverwertbaren Individuen liefern und für die Appendicularien also »Unkraut« darstellen. Nimmt man statt der Individuenzahlen die Volumina, welche die lebende Substanz der Organismen repräsentiert, so wird das Verhältnis der Nahrungsorganismen zu der Gesamtmasse der Protisten

<sup>1</sup> Wissenschaftl. Meeresuntersuch. Abt. Kiel. Neue Folge Bd. X, S. 182 ff.

<sup>2</sup> Ebenda. S. 237 ff.

noch etwas ungünstiger (1:6), da ja gerade alle größeren Formen von den Copelaten nicht gefressen werden können; und zieht man endlich auch die Gewebstiere in Rechnung, indem man größere Wassermassen (100 Liter und mehr) mit dichten Filtern und Netzen untersucht, so stellt sich im Jahresdurchschnitt die Masse der Copelatennahrung auf rund  $\frac{1}{10}$  der Masse des Gesamtplanktons.

Am 14. September 1905, zu einer Zeit, als das Meer bei Laboe eine enorme Menge von sperrigen Diatomeen enthielt, die das Netzzeug verlegten und die Netze daher sehr viel mehr Kleinplankton fangen ließen als zu andern Zeiten, kamen nach den Fängen mit Müller-gazenetzen auf 1 ccm Wasser nur 0,1 Nahrungsorganismen, aber 1300 wesentlich durch *Chaetoceras* und *Skeletonema* gebildete unverwertbare Protisten; Filtrationen durch gehärtete Filter lieferten bereits neun Nahrungsorganismen neben 2100 wertlosen Zellen; die Zentrifuge aber ergab für 1 ccm aus der gleichen Wassersäule 150 Nahrungsorganismen, unter denen nackte Monadinen (70), nackte Chrysomonadinen (25), Coccolithophoriden (24) die Hauptrolle spielten. Daneben kamen kleinste Thalassiosiren (8), *Distephanus* (6), *Prorocentrum* (6), *Gymnodiniales* (2), Cryptomonadinen (2), *Rhodomonas* (3), *Exuviaella*, *Calycomonas* und *Rhynchomonas* vor. Man erkennt hieraus deutlich, wie notwendig die Verwendung der Zentrifuge ist, wenn man diese Nahrungsorganismen studieren will. Denn zu jeder anderen Zeit würden die Differenzen noch beträchtlich größer gewesen sein.

Bei Laboe konnte ich an 10 Tagen den Inhalt der Fangapparate von *Oikopleura dioica* direkt mit den Erträgen der Zentrifugierungen vergleichen. Dabei zeigte es sich, daß zwar die Zentrifuge alle jene Formen liefert, die die *Oikopleura* in ihren Reusen fängt, daß aber das Mengenverhältnis, in dem die einzelnen Organismen hier wie dort auftreten, ein ganz verschiedenes zu sein pflegt. So wurden Ruhesporen von *Chaetoceras*, *Thalassiosira nana* und *Rhynchomonas* in den Gehäusen in großer Zahl gefunden an Tagen, wo die Zentrifuge gar keine dieser Organismen ergeben hatte. Umgekehrt konnten *Gymnodiniales* und Coccolithophoriden in den Zentrifugenfängen sehr häufig sein, ohne daß auch nur ein Individuum von ihnen in den Fangapparaten zu sehen war. Die Unterschiede erklären sich sehr leicht aus der ganz verschiedenen Art, wie der Fangapparatinhalt und der Zentrifugenfang zustande kommt. Der erstere würde am besten mit dem Organismengehalt eines unvollkommen abgespülten Papierfilters verglichen, da die Appendicularie ja stets den unter dem Reuseneingange angesammelten Fang aufschlüpft und verzehrt, und der jedesmalige Inhalt des Fangapparates also nur den noch

nicht verzehrten Rest des Fanges und die zwischen den Maschen der Reusen wie zwischen dem Fadenwerk des Papierfilters zurückgehaltenen Organismen aufweisen kann. Der Filtrationsprozeß selbst sowie der Fraß des Tieres greift also modifizierend in die Zusammensetzung des Fangapparatinhaltes ein und bewirken, daß die letztere immer verschiedener von derjenigen des im Meerwasser selbst enthaltenen Auftriebes wird. Während die einen Formen sich im Reusenwerk anhäufen, weil sie entweder an den Fäden haften bleiben oder aktiv sich in die Gänge desselben emporarbeiten, um dem Strom des Wassers zu folgen, werden andere sich umgekehrt unter der Reuse ansammeln und bei jedem Aufschlüpfen des Tieres verschlungen werden. Bewegungsfähigkeit, Form und Größe spielen eine große Rolle, außerdem aber auch die Zeit, während welcher der Fangapparat bereits benutzt war, und ob der unter den Reuseneingängen liegende Fang kurz vor dem Verjagen des Tieres aus dem Gehäuse aufgeschlüpft war oder nicht.

Wir dürfen also nicht aus dem Fangapparatinhalt auf eine gleiche Zusammensetzung der Organismenwelt des Meeres schließen, ganz abgesehen davon, daß eine erste Auslese von Formen ja schon bei dem Eintritt des Nahrungswassers in das Gehäuse durch die Gitterfenster erfolgt. Auf alle Fälle aber müssen die Organismen, die sich in den Fangapparaten in großer Zahl finden, auch im freien Wasser häufig gewesen sein. Daraus aber ergibt sich, daß auch die Zentrifuge noch nicht den Gehalt des Meeres an Organismen so erschöpft wie die Reuse der Appendicularien, indem ein Teil der Organismen sich nur unvollkommen sedimentiert und ein anderer Teil bei der Zusammendrängung im Sediment schnell zugrunde geht. Letzteres gilt anscheinend besonders für *Rhynchomonas* und andere nackte Monadinen, vielleicht auch für nackte Chrysomonadinen; ersteres kommt wahrscheinlich für kleine Oszillarien in Betracht. Zu beachten ist aber außerdem, daß die Zentrifugierung nur auf Schöpfproben aus bestimmten Wasserschichten angewandt werden kann, während die Appendicularien mit dem Planktonnetz aus der ganzen zusammenhängenden Wassersäule vom Boden bis zur Oberfläche stammen, daher Unterschiede zwischen Gehäuseinhalt und Zentrifugenergebnis auch dadurch entstehen können, daß einzelne Organismen vertikal ungleichmäßig verteilt waren und die Schöpfproben andern Schichten entstammen als der Gehäuseinhalt. So dürfte sich das Vorkommen von *Chaetoceras*-Sporen und *Thalassiosira* in den Gehäusen und ihr Fehlen in den Zentrifugenfängen erklären.

Während des Auftretens der *Oikopleura dioica* in der Ostsee schwankte der Gehalt von 1 ccm Wasser bei Laboe zwischen 19 und



560 Nahrungsorganismen, während im Durchschnitt aus der ganzen 4 Monate langen Periode 84 Nahrungsorganismen in 1 ccm sich fanden. Bedenkt man, daß ja nicht die gesamte Nahrung aufgezehrt werden kann, sondern ein Rest zur Regeneration des Gefressenen erhalten bleiben muß, daß ferner noch zahlreiche andere Plankton- und Bodentiere sich an der Zehrung beteiligen und daß die *Oikopleura dioica* mit ihrem nur 5 mm Durchmesser erreichenden Gehäuse nur wenige Kubikzentimeter Wasser überhaupt wird filtrieren können, so erscheint die Minimalzahl als sehr unwahrscheinlich niedrig und zwingt uns gleichfalls zu der Folgerung, daß damals im Meere tatsächlich noch mehr geformte Nahrung vorhanden gewesen sein muß. In dem flachen Küstenwasser mag der stets in großer Menge vorhandene *Detritus* einen Teil dieser Nahrung liefern, und es wäre daher erwünscht, auf offenem Meere, wo der *Detritus* im Minimum vorhanden ist, das Vorkommen der Appendicularien und die Erträge der Zentrifugierungen miteinander zu vergleichen.

Aus dem Mittelmeere und der Nordsee zwischen dem Kanal und den Azoren, sowie zwischen den Azoren und Newyork liegen mir nur die Ergebnisse von Netzfängen (Müllergaze 20) und von Filtrationen durch dichte Filter (Papier, Seidentaffet) vor, die nur soviel zeigen, daß auch hier überall die skeletlosen und skelettragenden Nahrungsorganismen zahlreich vorkommen, daß aber diese beiden Fangapparate viel zu kleine Werte geben. So fand ich bei Syrakus zur Zeit des Frühjahrsmaximums der sperrigen Diatomeen (30. IV 1901) in 1 ccm Wasser mit dem Netz 0,2, mit dem Filter aus gehärtetem Papier 0,8, mit dem Seidenfilter 2,7 Nahrungsorganismen, neben 21 unverwertbaren anderen Protisten, von denen 11 *Chaetoceras* waren. Im Maximum fand ich durch Taffetfiltration 8 Nahrungsorganismen in 1 ccm. Hiernach würde also eine *Oikopleura albicans*, um 1000 Organismen zu fangen, 125 ccm, für 40000 Organismen aber 5 Liter filtrieren müssen. Selbst diese Maximalzahl von 8 Organismen ist also um ein Vielfaches zu klein, denn 1000—2000 Organismen fanden wir in schwach gefüllten Gehäusen, die sicher nur kurze Zeit in Gebrauch gewesen waren und für die eine Filtration von 30 ccm wahrscheinlich schon zu hoch geschätzt ist. Dann repräsentieren aber die 1000—2000 Protisten den Ertrag aus noch weniger Wasser, da das Tier ja von dem Fange zehrt. Wir werden vielmehr bei dem zahlreichen Vorkommen von Appendicularien aller Größen während des ganzen Jahres auch für das Mittelmeer eine reiche Produktion von Nahrungsorganismen anzunehmen haben und den jeweiligen Bestand vielleicht 10 oder 20 mal höher schätzen müssen, als er nach den Taffetfiltrationen erscheint.

Im offenen Ozean filtrierte ich 10 bzw. 20 Liter Oberflächenwasser durch Müllergaze 20 und Seidentaffet und fand zwischen Azoren und Newyork am 2. VI und 1. VII 1902 (36° W.Lge u. 40° Ndl.Br.; 55° W.Lge u. 40° Ndl.Br.) in 1 ccm Wasser mit dem Netzzeuge 0,01, mit dem Seidentaffet 0,6—1,2 Organismen überhaupt; davon aber waren 0,5—0,8 durch *Chaetoceras* gebildet und also für die Appendicularien unverwertbar. Die frische Untersuchung des über dem Taffetfilter stehenden Wassers zeigte aber sofort, daß noch erhebliche Mengen von Gymnodinien und Coccolithophoriden vorhanden waren, die aber bei der Konservierung und dem Sammeln des Fanges unkenntlich werden oder verloren gehen. Überhaupt waren während der ganzen Fahrt durch den Ozean die Gymnodinien und Coccolithophoriden überall nachweisbar, und die ersteren meist sehr häufig, die letzteren vielfach häufig. Die Gymnodinien erschienen wiederholt in den frisch untersuchten Filterfängen als die häufigsten Organismen, vor allem, wenn die Diatomeen selten waren. Auch kleine nackte grüne Zellen und nackte Monadinen wurden vielfach beobachtet, unter den Flagellaten kam nahezu regelmäßig *Oryzopsis* vor. Doch kann ich leider keine Zahlen geben.

Während die Netzfänge also völlig ungeeignet sind, uns über das Vorkommen und die Menge der Copelatennahrung im Meere aufzuklären, und auch die Filter aus dichter Seide oder gehärtetem Papier nur geringe Bruchteile derselben uns zu liefern vermögen, gelingt es durch Zentrifugierung kleiner Wasserproben leicht, einen großen Teil dieser kleinen Organismen in gut erhaltenem Zustande zu fangen und qualitativer wie quantitativer Untersuchung zugänglich zu machen. Allerdings liefert auch sie noch nicht alles Plankton, das von den Appendicularien gewonnen wird, aber der Verlust dürfte sich durch weitere Vervollkommnung der Methode mehr und mehr herabdrücken und vielleicht bis auf bedeutungslose Werte verkleinern lassen, da es gelingt, selbst die Bakterien durch Zentrifugieren in größerer Menge als durch Kulturen im Wasser nachzuweisen<sup>1</sup>.

Um einen kurzen, bequemen Ausdruck für die Planktonformen zu haben, die uns erst durch die Zentrifuge und die Fangapparate der Appendicularien erschlossen werden, mögen sie Nannoplankton genannt werden. Unter »Mikroplankton« wird nach SCHÜTTS Vorgang bereits die Hauptmasse der die Netzfänge bildenden Protisten zusammengefaßt; damit ist also grade derjenige Teil des Planktons bezeichnet, den die Appendicularien aus ihren Fangapparaten fern

<sup>1</sup> FR. RUTTNER in: Internat. Rev. Hydrob. u. Hydrograph., Bd. II, S. 180 bis 181. 1909.

zu halten suchen und zu dessen Gewinnung die Zentrifuge unnötig ist und Papierfilter vollständig ausreichen. Eine analoge Wortbildung, die etwas noch Kleineres bezeichnen könnte, ist »Nannoplankton«, von *νάνος* Zwerg abgeleitet.

Dieses Nannoplankton hat nun nicht nur für die Appendicularien eine große Bedeutung, sondern dient auch vielen anderen Plaktontieren zur Nahrung. Allerdings macht sie deren Nahrung nicht so ausschließlich aus, sondern je nach der Größe der Tiere und nach der Methode der Nahrungsgewinnung gesellen sich zu diesen kleinsten Formen, die oft die Grundmasse dicht durchsetzen, kleinere oder größere Mengen des Mikroplanktons wie Cylindrocapsen, Pteridocapsen, Ceratien, Peridinium, Goniomonas, größere Coscinodiscen usw. oder selbst Copepoden, die ich in großer Zahl neben Coccolithophoriden und Glenodiniern im Darm einer großen *Salpa confoederata* fand. Seit langem bekannt ist das für Salpen und Doliolen; BOAS wies es dann auch für die thecosomen Pteropoden nach<sup>1</sup>; RHUMBLER zeigte, daß die pelagischen Pulvinulinen<sup>2</sup>, und HAECKER, daß auch die Radiolarien sich von Nanno- und Mikroplankton ernähren<sup>3</sup>. Schließlich war durch MIELCK und besonders durch DAKIN<sup>4</sup> nachgewiesen, daß auch die Copepoden neben *Biddulphia*, *Melosira*, *Peridinium*, *Dinophysis*, *Ebria* und *Distephanus*, *Tintinnopsis* und andere Formen des Mikroplanktons sehr kleine *thalassiosira*-ähnliche Diatomeen (*Thalassiosira nana*?) aufnehmen, und letzterer sprach die Vermutung aus, daß die Hauptmasse des Darminhaltes, die meist grünlich gefärbt, keine deutlichen Organismenreste erkennen ließ, aus dem Zentrifugenplankton gebildet werde, das im Darm seiner Zartheit halber unkenntlich würde. Da DAKIN nur Küstenmaterial untersucht hatte, in dem der Detritus naturgemäß einen erheblichen Teil der Nahrung ausmachte, und ferner den Darminhalt nur nach Schnitten und an Totalpräparaten in Styrax studierte, lag die Vermutung nahe, daß der Detritus die kleineren Organismen nur verdeckt habe und sich daher an Hochseematerial besser die Zusammensetzung der Nahrung dieser wichtigen Tiergruppe feststellen lassen müsse. Hinzu kam, daß der Darminhalt bei den Copepoden durch die kräftige Darmmuskulatur in sehr energischer Weise hin- und herbewegt und durcheinandergearbeitet wird, so daß alle zarteren Organismen und selbst Skelette, wenn die Nahrung viele scharfeckige und harte

<sup>1</sup> BOAS in: Zoolog. Jahrbücher, Bd. I, 1886, S. 333—338.

<sup>2</sup> RHUMBLER in: Nordisches Plankton, Foraminiferen, S. 2. 1901.

<sup>3</sup> HAECKER in: Deutsche Tiefsee-Expedition, Bd. XIV, Liefg. 1, S. 18/19. 1908.

<sup>4</sup> International. Revue gesamt. Hydrobiologie und Hydrographie. Bd. I. S. 772 ff. 1908.



Detritustrümmer enthält, geradezu zerrieben werden müssen. Ich präparierte ferner stets den Darm frei und drückte den Inhalt heraus, so daß derselbe frei im Wasser oder Glyzerin sich zerteilte, was unumgänglich nötig ist, wenn man klare Bilder von der Zusammensetzung erhalten will. 2—3 mm lange Exemplare von *Calanus gracilis* und *tenuicornis*, die ich zwischen dem Kanal und den Azoren sowie zwischen Newyork und den Azoren auf offenem Meere gefangen hatte, lieferten ein sehr bequemes Material, zumal der Darm stets gefüllt war (Fig. 6). Wie bei den Appendicularien der Nordsee bestand auch hier der Inhalt aus einer feinkörnigen Grundmasse, die zahlreiche Organismenreste eingelagert enthielt. Dabei war sehr be-

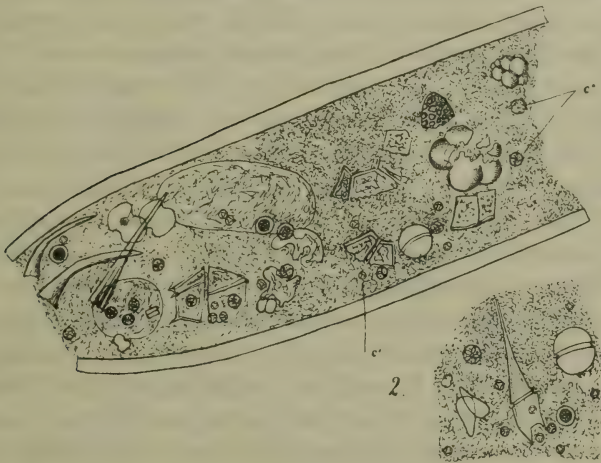


Fig. 6. Darminhalt von *Calanus tenuicornis* Dan. aus d. offenen Nordatlantischen Ozean (15. VII. 0,2, Zeichenprisma; 200 $\times$ ); Nr. 1, Stück des Darmrohres mit Inhalt; Nr. 2, Teil des Inhaltes fein verteilt; c' *Pontosphaera huxleyi*, c'' *Coccolithophora leptopora*.

merkwürdig, daß die sperrigen Diatomeen, wie *Chaetoceras*, *Bacteriastrum* u. a. vollständig fehlten, dagegen die kleinen Synedren, *Navicula* und *Coscinodiscen* wiederholt gefunden wurden; in einem Falle war ferner eine dickwandige Spore von 8,5  $\mu$  Länge sehr häufig (Fig. 5, Nr. 4), deren Herkunft mir unbekannt ist, die aber auch zahlreich im Darm der gleichzeitig gefangenen Salpen vorkam und daher zweifellos dem Meere entstammt. Von den Peridineen wurden neben größeren Formen auch die kleinen Glenodinien und Gymnodinien wiedergefunden wie im Copelatendarme; außerdem aber kamen *Prorocentrum*, *Peridinium*, *Achradina* und vor allem *Goniodoma* und *Cera-*

tium vor. Diese großen Formen waren stets zertrümmert. Ferner war eine zweite dickschalige, aber einfach kugelige Spore (vielleicht von Peridineen) von  $18\ \mu$  Dicke zum Teil recht häufig. Von Coccolithophoriden wurden *Coccolithophora leptopora* und *Pontosphaera huxleyi* und *pulchra* gefunden, die beiden ersteren einmal in großer Menge. Im Gegensatz zu den Copelaten traten hier häufiger Reste von Globigerinen, Acanthometren und vor allem Tintinnen auf, aber gewöhnlich wie die Ceratien zertrümmert oder zerfetzt. Unter den Tintinnen war *Tintinnus bulbosus* Brandt nicht selten. Endlich kamen auch Eihüllen und Häute von Copepoden vor.

Es zeigt sich also, daß die großen Calaniden, wie zu erwarten war, imstande sind, erheblich größere Organismen aufzunehmen als die Copelaten; trotzdem ist aber ein sehr großer Teil ihrer Nahrung aus ähnlich kleinen Organismen gebildet, wie sie die Appendiculariennahrung zusammensetzen. Das beweist zusammen mit der großen Menge Detritus, den die Küstencopepoden verschlucken, daß die Copepoden keine Räuber sind, die ihre Beute ergreifen, sondern daß sie in ähnlicher Weise wie die Tunicaten und thecosomen Pteropoden das von ihnen durchschwommene Wasser abfiltrieren und den Filterrückstand aufschlüpfen. Es ist auch leicht zu verstehen, wie die Copepoden diese Filtration ausführen. Um die Mundöffnung bilden nämlich die Mandibeln, Maxillen und Maxillarfüße einen Hof, der seitlich und hinten von den Borsten dieser Extremitäten umstellt ist; diese Borsten sind sehr lang, fächerartig angeordnet und oft noch mit zahlreichen feinen Seitenästchen ausgestattet, so daß ein feines Gitterwerk aus Borsten entsteht. Bei dem Durchschwimmen der Wassermasse wird das Wasser durch den Mundhof hindurchgetrieben, und es müssen daher alle im Wasser suspendierten Teilchen, die größer als die Zwischenräume der Borstenumzäunung sind, im Hofe zurückbleiben, wo sie vom Munde unter kräftigen Schluckbewegungen der sehr erweiterungsfähigen Speiseröhre aufgenommen werden, wenn sie nicht vorher, wie etwa Ceratien, zerbrochen werden müssen.

So bildet also das Nannoplankton für eine Reihe der wichtigsten Tiergruppen des Planktons eine Nahrungsquelle von ganz hervorragender Bedeutung, und zwar nicht nur in den Küstenmeeren, sondern ganz besonders auf dem offenen, landfernen Ozean, wo der den Darm der Küstentiere so reichlich füllende Detritus fehlt. Die Copelaten sind nur dadurch in ihrer Ernährung ausgezeichnet, daß sie zum Teil durch einen besonderen Schutzapparat alle größeren und sperrigen Organismen fernhalten können und sich daher ausschließlich von Nannoplankton ernähren, während die Copepoden,

Thaliaceen und Pteropoden neben diesem auch größere Formen aufnehmen und zum Teil sogar durch Kieferapparate und Muskelkontraktionen der Darmwand zerkleinern können. Sehr auffällig aber ist, daß auch im Darme dieser Tiere, obwohl besondere Schutzapparate zu fehlen scheinen, die sperrigen Diatomeen, die im Meere nach Masse und Individuenzahl unter den Protophyten eine so große Rolle spielen, nur sehr selten vorzukommen scheinen. Selbst die 8 cm große *Salpa confederata* enthielt kein einziges *Chaetoceras*, *Bacteriastrum* oder eine *Rhizosolenia*. Es würde interessant sein, die Ursache hiervon aufzusuchen und überhaupt festzustellen, ob diese kieselstarrenden und große Ketten bildenden Diatomeen überhaupt als Nahrung für Planktontiere eine größere Rolle spielen.

Wir sahen oben, daß das Nannoplankton nach Individuenzahl wie nach Masse nur einen kleinen Teil der Protisten ausmacht und daß speziell unter den Pflanzen die größeren Formen bei weitem überwiegen. Es ist zwar sicher, daß mit der Zentrifuge noch nicht alles Nannoplankton gefangen worden ist, und die Individuenzahl kann sicher in Wirklichkeit vielfach größer sein, wenn die Bakterien ebenfalls mitgezählt werden. Für die Masse aber ist eine erhebliche Steigerung kaum wahrscheinlich, da es sich bei den noch fehlenden Formen nur um sehr kleine Arten handelt. Es entsteht daher die Frage, wie ist es möglich, daß dieser relativ kleine Bestandteil der im Meere nachweisbaren Planktonmenge eine solche Bedeutung als Nahrung der Planktontiere gewinnt? Die einzige Erklärung scheint mir zu sein, daß sowohl die Vernichtung durch Tierfraß wie die Neubildung von Individuen zum Ersatz dieses Verlustes bei dem Nannoplankton durchschnittlich sehr viel größer sind als bei dem übrigen Plankton. Schon HENSEN hat darauf hingewiesen, daß die im Meere vorhandene Menge an und für sich kein Bild von der Produktion gibt und daß es vor allem notwendig ist, zu erforschen, wie oft diese Menge in der Zeiteinheit sich erneuert und wie schnell sie durch die Zehrung der Tiere zerstört wird. NATHANSOHN<sup>1</sup> hat den Gedanken dann aufgenommen und weitergeführt. Leider liegen aber erst sehr wenig Untersuchungen vor, die eine experimentelle Feststellung dieser beiden Faktoren versuchen, und aus ihnen ergeben sich noch keine Anhaltspunkte für die vorliegende Frage.

Überblicken wir zum Schluß noch einmal sowohl die außerordentliche Komplikation der Fangapparate der Appendicularien wie

---

<sup>1</sup> Internationale Revue gesamt. Hydrobiologie und Hydrographie. Bd. I. S. 37 ff. 1908.



die durch dieselben erreichte hohe Ausnutzung des Gehaltes des Meerwassers an geformter Nahrung, bedenken wir ferner, welche enorme Arbeitsleistung dieser Nahrungserwerb von den Appendicularien dauernd verlangt, nicht nur durch die wasserbewegende Kraft des Schwanzes, sondern vor allem auch durch die stetige Neubildung frischer Gehäuse und Gallertblasen, und erwägen wir endlich, daß der Darm der Appendicularien sich fast stets dicht mit Fäkalmasse erfüllt erweist, so werden wir nicht umhin können, anzuerkennen, daß jedenfalls für diese im Plankton des Meeres eine große Rolle spielende Tiergruppe diese geformte Nahrung von einer sehr großen Bedeutung sein muß. Das ist aber um so wichtiger, als die Appendicularien durch die Zartheit ihrer Körperbedeckung außerordentlich günstige Bedingungen für eine ausgiebige Aufnahme gelöster Nährstoffe aus dem Meerwasser bieten würden; denn nur das relativ sehr kleine Gebiet am Vorderrumpfe, das die Cuticularbildungen abscheidet, ist aus dicken Epithelzellen gebildet und von gallertiger Cuticula bedeckt; der ganze übrige Rumpf aber und vor allem die mächtige Oberfläche des Ruderschwanzes wird von äußerst zartem Pflasterepithel gebildet; hier sowie in der Auskleidung der Kiemenhöhle würde eine geradezu riesige Fläche für die Resorption gelöster Stoffe gegeben sein, die außerdem in innigster Beziehung zu der Leibeshöhlenflüssigkeit steht. Selbstverständlich läßt sich nicht ausschließen, daß eine solche Aufnahme auch tatsächlich stattfindet und für eine Reihe von Arten, deren Darmtraktus sehr reduziert ist, wie z. B. für *Althoffia* erscheint dies sogar sehr wahrscheinlich. Aber wenn PÜTTER<sup>1</sup> in den gelösten Nährstoffen des Meeres die Hauptnahrung der wirbellosen Meerestiere sieht und der geformten Nahrung nur untergeordnete Bedeutung zuschreibt, so trifft dies jedenfalls für die Copelaten nicht zu. Und zu dem gleichen Resultat gelangen wir bei einem sorgfältigen Studium des Baues, der Lebensweise und des Darm- oder Zellinhaltes der übrigen wichtigeren Planktontiere wie der Radiolarien, Foraminiferen, Thaliaceen, Pteropoden und besonders der Copepoden. Auf negative Darm- und Zellinhaltsbefunde ist nur unter ganz besonderen Umständen Gewicht zu legen; Tiere aus detritusreichem Küstenwasser sind für solche Untersuchungen überhaupt sehr wenig geeignet; man nimmt besser Formen, die im offenen Ozean erbeutet sind. Vor allem aber muß der Darminhalt frei präpariert, fein verteilt und auf das sorgfältigste unter dem Mikroskop durchmustert werden. Außerdem ist stets, ehe man an die Untersuchung des Darmes geht, der Nahrungserwerb

<sup>1</sup> Zeitschrift für allgemeine Physiologie. Bd. 7. 1907. S. 321 ff.

des betreffenden Tieres genau zu studieren, da hieraus allein schon in vielen Fällen sich ergeben wird, ob man Nahrungsreste im Darm erwarten kann oder nicht. Außerdem aber wird uns das genaue Studium der Apparate, mittels deren die Planktontiere ihr Wohnelement auf geformte Nahrung hin auswirtschaften, zweifellos am sichersten vor falschen Vorstellungen über die Existenzbedingungen derselben behüten und zu einer steten Kontrolle unserer eignen Fangmethoden führen. Schließlich genügt es auch nicht, die im Meerwasser zu irgendeiner Zeit nachweisbare Menge geformter Nahrung zu kennen; erst die Kenntnis der Schnelligkeit ihrer Neubildung, des »Vermehrungsfußes«, gibt uns einen Maßstab für die Nahrungsmenge, die sie repräsentiert. Es kann daher eine bestimmte Menge Nannoplankton in einem kalten Meeresgebiete oder im Winter bei herabgesetzter Vermehrungsschnelligkeit dieselbe Nahrungsmenge liefern, wie  $\frac{1}{2}$  oder  $\frac{1}{4}$  oder  $\frac{1}{10}$  dieser Menge in einem warmen oder gar tropischen Meeresteile bei gesteigerter Produktionskraft.

---

Vortrag des Herrn H. SIMROTH (Leipzig):

### Über den Ursprung des Liebespfeiles.

(Mit 9 Figuren.)

Das merkwürdige Organ, das bei vielen Pulmonaten im Vorspiel der Begattung auf eine grobe Weise die Partner dadurch reizt, daß es in eine beliebige Hautstelle eingestoßen wird und gelegentlich tief zwischen und in die Eingeweide eindringt, wie uns MEISENHEIMER vom Jahre in mustergültiger Weise auseinandersetzte, ist seiner Herkunft nach anscheinend noch durchaus dunkel. Ist der Liebespfeil auf ein Spiculum, wie wir es bei vielen niederen Würmern antreffen, oder auf vergrößerte Reizpapillen, die oft genug die Endwege der Genitalien auskleiden, zurückzuführen? Mir scheint keine der beiden Hypothesen, so nahe sie liegen mögen, berechtigt. Vielmehr drängen mich vergleichende Betrachtungen zu dem Schluß, daß der Pfeilsack durch Funktionswechsel aus einer Drüse hervorgegangen ist, die ursprünglich bei der Nahrungsaufnahme zur Bewältigung der Beute in Verwendung kam.

Dabei dürfte von Anfang an ein Unterschied zu machen sein zwischen dem Pfeilsack selbst und den sog. fingerförmigen Drüsen, die bei den Heliciden an seiner Basis einmünden. Sie scheinen einen andern Ursprung zu haben und zu einer Gruppe von Drüsen zu gehören, die, in sehr wechselnder Ausbildung, durchaus zu den Genitalenden selber zu rechnen sind.

Die Drüsen, aus denen der Pfeilsack hervorging, sind am klarsten

ausgeprägt unter den Soleoliferen bei der Gattung *Atopos* s. *Rathouisia* (Fig. 1), wo ich sie zuerst auffand und wo sie SARASINS nachher als SIMROTHSche Drüsen bezeichnete. Nach den verschiedenen Untersuchungen, die von BABOR und COLLINGE noch auf andre Arten ausgedehnt wurden, handelt sich's um zwei Schläuche, die distal mit einem ziemlich weiten Ausführungsgang beginnen. Der Gang verengert sich nach innen zu rasch und führt nach verschieden langem, oft sehr

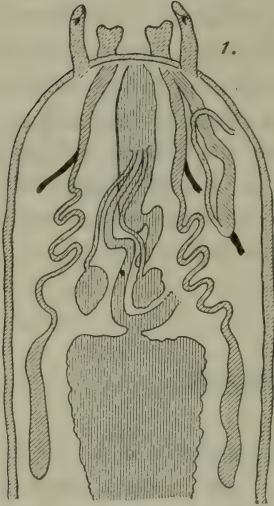


Fig. 1.

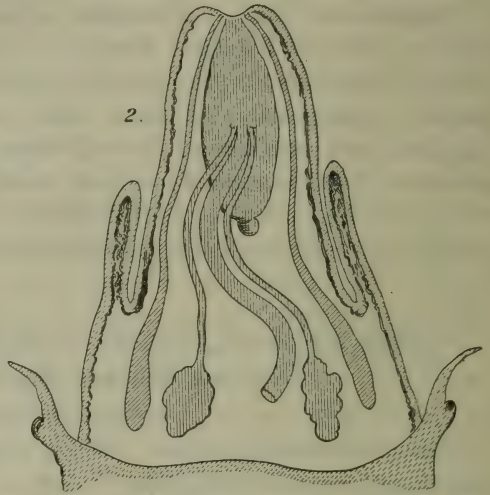


Fig. 2.

Fig. 1. Vorderende von *Atopos* mit dem Darm, den SIMROTHSchen Drüsen und dem Penis.

Fig. 2. Vorderende eines rhachiglossen Vorderkiemers.

Für alle Figuren gelten folgende Zeichen:

- ▨: Das Integument.
- ▧: Die Pfeildrüse und ihre Homologa.
- ▩: Bursa copulatrix.
- ▦: Die hermaphroditischen und die weiblichen Teile der Geschlechtswege.
- ▥: Die männlichen Geschlechtswege.
- ▤: Der Darm und seine Annexa, Speicheldrüsen usw.
- ▣: Die fingerförmigen Drüsen und ihre mutmaßlichen Homologa.

beträchtlichem Verlaufe in einen Drüsenkörper über, der sich nach Form und Umfang zu ihm verhält wie ein Uhrgewicht zu seinem Faden. Der Drüsenkörper ist nach SARASINS aus einer starken Ringmuskulatur gebildet, außen liegen die Drüsenzellen, die mit ihren langen Hüllen die Muskulatur durchbrechen und in radiärer Anordnung dem von den Ringmuskeln umgebenen Lumen zustreben. Es ist derselbe Bau, den u. a. SEMPER von den Pfeildrüsen verschiedener



Zonitiden beschrieb. Ich glaubte die Drüsen nach ihrem Bau entweder als Gift- oder als Spinnwerkzeuge deuten zu sollen, die bei der Bewältigung der Beute oder bei der Abwehr eines Angreifers in Verwendung kommen möchten, ähnlich wie bei *Peripatus*. Biologische Beobachtungen fehlen leider. Eine gewisse Begründung erhält aber der Vergleich mit den Organen des *Peripatus* durch den abergläubischen Gebrauch der hinterindischen Malayen, welche *Peripatus* und *Atopos* für gleich giftig halten und mit ihrem Saft die Hörnerspitzen ihrer Kampfstiere bestreichen, um sie zu vergiften.

Solche Drüsen stehen aber in der Reihe der Gastropoden durchaus nicht vereinzelt, wie wohl bisher angenommen wurde. Sie finden sich vielmehr ebenso bei vielen Rhachiglossen unter den Vorderkiemen (Fig. 2), bei *Halia* u. a. Hier wurden sie bisher als ein vorderes Paar von Speicheldrüsen bezeichnet; ich wies jedoch bereits darauf hin, daß die echten Speicheldrüsen neben dem Ösophagus in den Schlundkopf münden, die überzähligen aber vorn an der Mundöffnung, also vor dem Pharynx. Auffallend ist ihr sprungweises Auftreten bei den Rhachiglossen, *Buccinum* z. B. hat sie nicht, verwandte, z. B. *Halia*, besitzen sie. Ihre Ausführgänge verschmelzen bisweilen zu einem. Wenn ich glaubte, sie als Bohrdrüsen nehmen zu sollen, deren Sekret zum Erweichen der Schale des Beutetieres dienen würde, so dürfte das nicht in allen Fällen zutreffen, denn COLTON hat neuerdings gezeigt, daß *Fulgur* und *Sycotypus* die Muscheln auf ganz andre Weise öffnen als durch Bohren<sup>1</sup>. Sie brechen ein Stück vom Schalenrande der Bivalve heraus, um ihren Rüssel hineinzuschieben. Kürzlich hat TESCH<sup>2</sup> solche Drüsen auch bei den Atlantiden unter den Heteropoden gefunden und die kleinen Schläuche als Lippendrüsen bezeichnet.

Bei den Rhachiglossen freilich wird die Beziehung dieser Lippendrüsen zu den SIMROTHschen Drüsen von *Atopos* dadurch verwischt, daß der Mund sich zu Schnauze und Rüssel auszieht, womit die Mündung der Drüsen sich weit von den Fühlern entfernt. Die Verhältnisse bei *Atopos* (Fig. 1) stellen sicherlich den ursprünglicheren Situs dar. Die Mündungen liegen neben den unteren Tentakeln, und was wichtiger ist, die rechte Drüse öffnet sich mit dem Penis zusammen (Fig. 1).

*Atopos* aber und die Vaginuliden, d. h. die andren echt terrestrische Gruppe der *Soleoliferia*, stellen sich in mehrfacher Hinsicht als außer-

<sup>1</sup> H. S. COLTON, How *Fulgur* and *Sycotypus* eat oysters mussels and clams, Proc. Soc. nat. hist. Philadelphia, LX. 1908.

<sup>2</sup> J. J. TESCH, Die Heteropoden der Siboga-Expedition. Siboga-Expeditie. LI. Leyden 1906.

ordentlich primitive Gastropoden dar, ja es gibt wohl keine andre Form, die so genau das hypothetische Prochipidoglossum repräsentiert. Denn nach SARASINS' Untersuchungen entspricht das embryonale Schalenplättchen vollständig der ersten Sekreterhärtung auf dem Rücken eines Plattwurms, der, mit der Bauchseite der Unterlage angeschmiegt, den ersten Trockenschutz erhält. Wenn die Mantelwülste, von den Seiten her vordringend, das Plättchen abwarfen, so trafen sie in der Medianlinie schließlich zusammen und erzeugten entweder die helle Rückenlinie der meisten Vaginulidenarten oder den Kiel von *Atopos*. Dazu kommt der sehr primitive Zug, den PELSENER behauptet, daß die Vaginuliden eines besonderen Respirationsorgans, einer Lunge, entbehren und trotz ihrer oft stattlichen Größe sich mit Hautatmung begnügen. Nehmen wir dazu noch die Tatsache, daß von den verschiedensten Familien der Gastropoden, mindestens der Pulmonaten, Schnecken mit Raubtiergebiß geliefert wurden und durch Convergenz die große Gruppe der Testacelliden bildeten, uralten Raubtiergelüsten zufolge, dann erhält *Atopos*, so gut wie durch die vordere Lage der Leibesöffnungen, ein besonders altertümliches Gepräge, und wir können seinen anatomischen Bau in mehr als einer Hinsicht zum Ausgangspunkt nehmen. *Atopos* also dürfte meiner Meinung nach noch beide Drüsen bei der Bewältigung der Beute verwenden, die rechte aber außerdem bei dem Vorspiel der Copula zur Reizung des Partners. Es ist das schließlich nichts andres, als wenn sich die Tiere bei demselben Vorgange gegenseitig heftig mit ihrer Radula, die doch auch für das Ergreifen der Nahrung da ist, belecken und, wie man's gerade bei Nacktschnecken, namentlich Limaciden findet, ganze Stücke aus der Haut, besonders aus der Mantelkappe herausreißen, gerade als wenn der Partner ein Beutetier wäre.

Die nächste Stufe ist die, daß die Drüse nur noch beim Vorspiel, gar nicht mehr bei der Ernährung gebraucht wird, was vielleicht, bei den Soleoliferen wenigstens, mit dem Übergang zu reiner Herbivorie Hand in Hand geht. Damit schwindet aber, und zwar in plötzlicher Mutation, die linke Drüse, gerade wie wir bei den Rhachiglossen die Organe bald voll entwickelt, bald fehlen sehen, ohne Übergänge. Es erhält sich nur die rechte Drüse, weil sie, eben wegen ihrer Verbindung mit dem Genitalorgan, noch gebraucht wird. So haben wir bei den Oncidiiden nur noch die lange Pfeildrüse, gewöhnlich als Penisdrüse bezeichnet, als einen ganz ähnlichen Schlauch, wie bei *Atopos*, aber ohne Partner. Bei der dritten Gruppe der Soleoliferen, den Vaginuliden, tritt gleich eine Verdunkelung ein; die Drüse fehlt links, rechts haben wir die Pfeil- oder Penisdrüse



in gleich vorderer Lage wie bei *Atopos*. Aber statt des einen langen Schlauches sind viele kürzere Schläuche vorhanden, die in einer gemeinsamen Papille münden. Nur *Vaginulopsis* hat den einfachen Schlauch. Die Schläuche aber der übrigen weisen durch ihre eigenartige Konsistenz auf einen andern Ursprung hin, vermutlich aus den Genitalenden der Landplanarien, worauf hier nicht weiter eingegangen werden soll.

Von den übrigen Stylommatophoren, die ich als lissopode zusammengefaßt habe, möchte ich hier zunächst die Amalien anschließen. Es will bis jetzt noch nicht recht gelingen, sie im System unterzubringen. Ihre weite Verbreitung deutet auf hohes Alter, ihre außerordentliche Differenzierung in den Mittelmeerländern bis zu uns auf die Herkunft aus diesem Gebiet. Sie unterscheiden sich zumeist durch geringe Unterschiede in den Geschlechtseendwegen, einen fleischigen Reizkörper in der Wand des Atriums und kleine röhrenförmige oder lappige Drüsen ebendasselbst. Auch wo die Drüsenmasse ein einheitliches Flächenorgan darstellt, geschieht doch die Entleerung durch eine Anzahl gesonderter Ausführungsgänge, daher man die kurzen Gebilde wohl den fingerförmigen Drüsen an die Seite zu stellen hat. Von den vielen Arten, die in diese Kategorie fallen, unterscheidet sich allein die kleine *Amalia cypria* auf's aller-schärfste. Ich wollte die unbedeutende Form von Cyprien, da sie sich im Äußeren nur ganz unwesentlich von der kleinasiatischen unterscheidet, zuerst dieser einfach zuzählen, bis mich die Anatomie (Fig. 3) eines besseren belehrte. Hier finden wir nämlich außer den geschilderten Anhängen des Atriums, den lappigen Drüsen und dem fleischigen Reizkörper noch eine derbe Drüse mit außerordentlich langem Gange, der die gesamten Geschlechtswerkzeuge an Ausdehnung weit hinter sich läßt. Das Organ kommt den Drüsen von *Atopos* am nächsten. Bei einer andern *Amalia* — ich habe künftig noch eine ganze Reihe zu beschreiben — findet sich auch nicht die geringste Spur davon, wir haben dasselbe sprunghafte Auftreten und zwar diesmal innerhalb



Fig. 3. Genitalien von *Amalia cypria*.



einer im übrigen scharf umschriebenen Gattung, wie wir's vorhin bei den Vorderkiemern fanden. Das Vorkommen erhält aber deshalb erhöhte Bedeutung, weil der Besitzer, die *Amalia cypria*, den süd-östlichsten Vorposten des Genus darstellt, wenn man von dem unbedeutenden weiteren Vordringen der gewöhnlichen Arten auf dem Landwege bis Syrien absieht. Daraus ergibt sich im Sinne der Pendulationstheorie, daß die Drüse der *A. cypria* ein altes Erbteil ist, bei uns unter dem Schwingungskreis entstanden, bei den Nachkommen im ursprünglichen Schöpfungsgebiet verloren und nur bei der Form erhalten, die im späteren Tertiär und Diluvium bei der

Verlagerung dieses Gebietes nach Norden am weitesten nach dem Ostpol zu ausgewichen ist.

Stärker als innerhalb des Genus *Amalia* wechselt die Pfeildrüse innerhalb des Genus *Vitrina* (Fig. 4). Der Form nach zwar ist sie vereinfacht, wo sie vorkommt, insofern als der Ausführungsgang kürzer wird als die Drüse selbst, die ihre typische Gestalt und Struktur behält wie bei *Atopos* und durch eine Papille ihr Sekret ergießt, die schon cuticular erhärten und zu einem verjüngten Conchinrohr werden kann (Fig. 4a); sie kann aber ebenso fehlen (Fig. 4b),

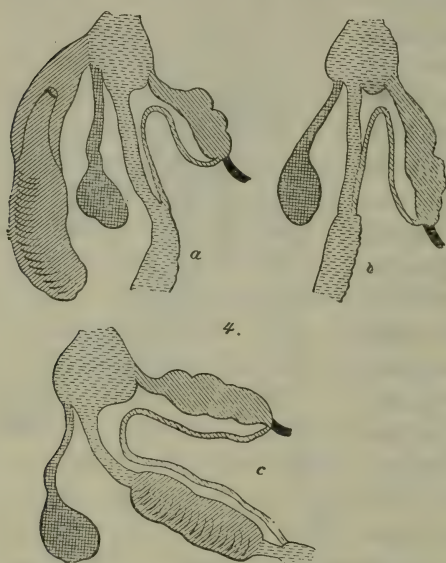


Fig. 4. Genitalenden von drei verschiedenen Vitrinen.

und sie kann sich drittens mit den Geschlechtswegen so verbinden, daß sie als ein Teil derselben erscheint, durch den die Geschlechtsprodukte ihren Weg nehmen (Fig. 4c). Dann hat der Eileiter auf eine Strecke hin, die der freien Drüse an Länge gleicht, deren Gestalt und Struktur angenommen, mit dem äußeren Beleg der Drüsenzellen und der von ihren Hüllen durchbohrten Ringmuskulatur darunter. Ja die Umwandlung der Leitungswege kann noch weiter gehen in dem Fall einer atlantischen Vitrine, bei welcher der Penis verkümmert. Dann mündet auch der bereits abgespaltene Samenleiter mit dem Oviduct zusammen in die spindelförmige Anschwellung, aus welcher nach unten nur ein einfacher Geschlechtsgang herauskommt und nach dem Atrium zieht. Wie freilich in solchen Fällen die

Fortpflanzung sich vollzieht, ob noch Begattung möglich ist oder Parthenogenese eintritt, das ist schwer zu entscheiden.

Die Verschiedenheiten im Bau der Endorgane sind bei den Vitrinen so groß, daß man die Gattung weiter spalten möchte, wenn sie nicht durch die übrigen Merkmale — oxygnathen Kiefer, Radula, aulacopode Sohle, Mangel der Schwanzdrüse, Schalenlappen und die ganze Ausbildung der Verdauungs-, Abscheidungs- und Atmungsorgane — eng zusammengehalten würde. Die anatomischen Tatsachen, die ich vor 20 Jahren an einem durch die Frankfurter Herren KOCH und HEYNEMANN in langer Sammelarbeit zusammengebrachten Material feststellen konnte<sup>1</sup>, haben inzwischen meines Wissens keine Änderung oder Zurückweisung erfahren.

Ganz ähnlich wie die Vitrinen, scheinen sich die Formen zu verhalten, welche den großen Formenkreis von *Helicarion* bilden, so wenig wir auch davon wissen. Jedenfalls finden sich Arten mit und solche ohne Pfeildrüse, und man hat neue Gattungen darauf gegründet.

In andrer Richtung könnte man hier die amerikanischen *Prophysaon* einfügen. Wie es bei Vitrinen vorkommt, daß das Vas deferens durch die Pfeildrüse tritt, so findet sich bei *Prophysaon*<sup>2</sup> der spindelförmige Muskelzylinder am distalen Ende eines langen dünnen Epiphallus, der eine ebenso schlanke feine Spermatophore erzeugt. Der Muskelzylinder hat also mit der Spermatophorenbildung nichts zu tun und wird wohl am einfachsten auf eine Pfeildrüse bezogen.

Bei *Prophysaon* verliert die Pfeildrüse, wenn ich sie richtig deute, ihre sekretorische Funktion; es bleibt bloß neben der Form die charakteristische Muskulatur. Ähnlich ist's, nur mit noch stärkerer Änderung, bei *Parmacella*, wo anderseits die morphologische Bedeutung um so klarer hervortritt, denn das Organ bleibt frei und behält die ursprüngliche Lagebeziehung zum Atrium genitale bei (Fig. 5). *Parmacella* aber ist eine altertümliche Form, bei der nach WEBB und BERTHELOT der Embryo noch ein Operculum auf dem Fußrücken trägt. Die Drüse aber ist zu einer muskulösen Tasche geworden, in der sich eine seitliche Längsfalte ausgebildet hat, von der sich ein muskulöser Reizkörper abgliedern kann. Er hat dem Organ die Bezeichnung als Clitoristasche verschafft. Hier sehen wir zum ersten Male, daß die abweichende Wucherung das Hervorsprossen einer

<sup>1</sup> H. SIMROTH, Beiträge zur Kenntnis der Nacktschnecken. Nova Acta Leopoldina. LIV. 1889.

<sup>2</sup> H. SIMROTH, Die Nacktschnecken der portugiesisch-azorischen Fauna usw. Nova Acta Leopoldina. LVI. 1891. Taf. XV, Fig. 8.

zweiten kleineren Tasche veranlassen kann (Fig. 5b); sie entbehrt noch der Retraktorbündel, welche das Hauptorgan an den Boden der Leibeshöhle heften, und scheint daher niemals funktionsfähig zu werden. *Parmacella* zeigt noch eine andre Eigentümlichkeit, einen dichten Belag von einzelligen Drüsen mit langen Hälsen am Atrium. Er bildet bei der östlichsten Form von Turkestan (Fig. 5a) einen geschlossenen Ring, der somit wohl als der Ausgangspunkt für eine Verbreiterung zu nehmen ist, die über das ganze Atrium hinwegzieht. Es ist ein ähnlicher Ring, wie wir ihn bei *Arion* antreffen. Und da bei beiden Formen fingerförmige Drüsen fehlen, so ist nicht aus-

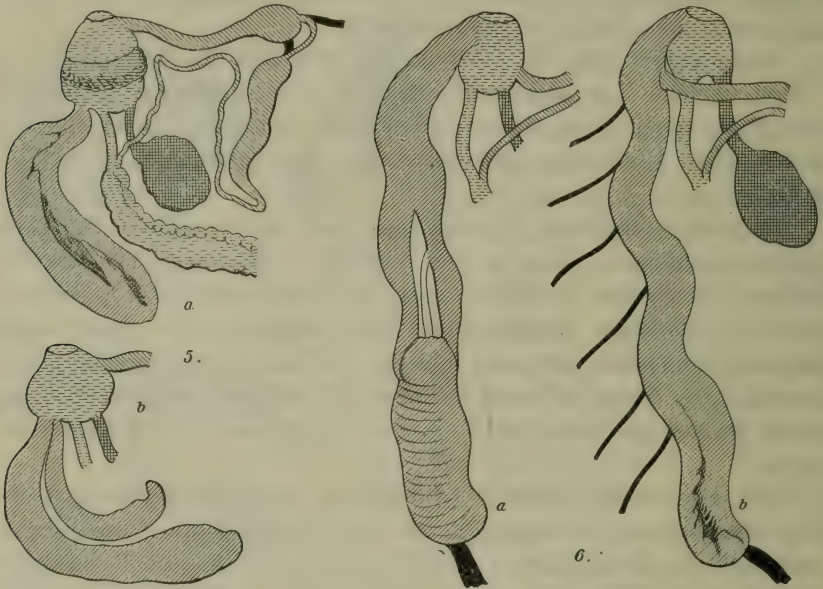


Fig. 5. Genitalenden von *Parmacella*; a, die turkestanische Art, b, eine Form mit doppelter Pfeildrüse (Clitoristasche).

Fig. 6. Genitalenden von a, *Parmarion*, b, *Urocyclus*.

geschlossen, daß diese von einem solchen Ringwulst aus sich differenziert habe. Die Verdoppelung der Pfeildrüse kommt öfters vor, ja unter den Heliciden hat JACOBI die japanische Gattung *Trishoplites* auf den dreifachen Pfeilsack gegründet.

*Vitrina* und *Parmacella* führen weiter zu *Parmarion* und *Urocyclus* (Fig. 6). *Parmarion* hat noch ganz die Drüse, wie wir sie bei *Vitrina* fanden, in der Form, wo als Mündungsstück ein Conchinnrohr dient. Nur ist bei der südlichen Schnecke, welcher die Kalkablagerung erleichtert wird, ein durchbohrter Kalkpfeil an die Stelle des Rohrs getreten (Fig. 6a). Dabei hat der Pfeil über der Mündung



eine Spitze erhalten, welche ein wirksames Reizorgan gewährleistet. *Urocyclus* schließt sich mehr an *Parmacella* an, die Drüse sezerniert nicht mehr, sie ist ein langer Schlauch geworden mit einer Längsfalte im Innern. Dazu hat sie starke und lange Retraktoren bekommen, einen endständigen, die übrigen an der konvexen linken Seite. Sie scheinen anzudeuten, daß der Schlauch ausgestülpt werden kann. Das wird noch wahrscheinlicher bei Formen, bei denen der Penis nicht, wie gewöhnlich, in das Atrium mündet, sondern in das untere Ende des Pfeildrüsenschlauches (Fig. 6b). Hier ist es selbstverständlich, daß der Schlauch ausgestülpt wird, zum mindesten teilweise, und man kann, auch ohne daß direkte Beobachtungen vorlägen, mit einiger Sicherheit schließen, daß der Schlauch als ein Hilfsorgan zur gegenseitigen Befestigung der Tiere dient während der Copula.

Die verschiedenen Umwandlungen der Pfeldrüse, die wir bis jetzt kennen lernten, machen das Verständnis des eigentlichen Liebespfeiles leicht genug (Fig. 7). Die Drüse verschwindet, der Pfeil, auf der Papille aufsitzend, bleibt, er verliert aber seine Durchbohrung und wird zum Reizorgan, das beim Gebrauch abgeworfen und wieder erneuert wird. Bei den Heliciden verbindet sich der Pfeilsack

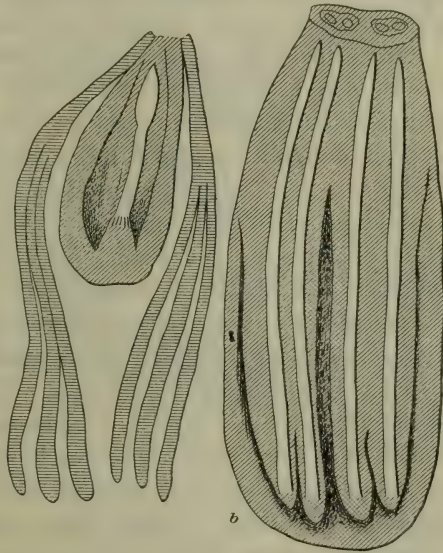


Fig. 7. Pfeilsäcke von a, *Helix*; b, *Trichotoxon* (*Polytoxon*).

sack stets sekundär mit den fingerförmigen Drüsen (Fig. 7a), deren Bedeutung für die Schlüpfrigmachung der Wege MEISENHEIMER dargelegt hat. Bezeichnend aber ist es wieder, wie der Pfeilsack, sprungweise mutierend, entweder fehlt oder da ist, ohne Übergänge. Die Endodontiden haben ihn nicht, und die eigentlichen Heliciden hat PILSBRY in fünf Tribus eingeteilt, von denen vier ganz ohne Pfeilsack sind und nur die fünfte, allerdings auch die stärkste, damit ausgerüstet ist. Daß der Pfeilsack sich verdoppeln, ja verdreifachen kann, wurde vorhin angedeutet. Anders bei der Urocyclidengruppe *Trichotoxon* (Fig. 7b). Die fingerförmigen Drüsen fehlen. Der Pfeilsack bleibt nach seinem Umriß immer einheitlich. Im Innern aber enthält er entweder nur einen schraubig gedrehten, dicken Pfeil — *Spirotoxon*,

oder deren ein Paar — *Diplotoxon*, oder viele Paare, bis zehn und mehr — *Polytoxon*. Der einfache dicke Pfeil von *Spirotoxon* bleibt glatt, die schlanken der andern Gruppen erhalten einen behaarten Conchinüberzug, der nur die kantige Spitze freiläßt; er wirkt auch nach Abbrechen der Spitze noch als Reizorgan. Denn diese Pfeile werden vermutlich nicht ausgestoßen und erneuert. Jeder von ihnen wird am Grunde von einer Hülle aus Längsmuskeln umfaßt, und für jeden ist am distalen Ende eine besondere Öffnung vorhanden. Hier haben wir wohl die stärkste Umwandlung vor uns, die in gerader Linie aus der ursprünglichen Drüse im Dienste der Nahrungsaufnahme entstanden ist, nachdem sie durch Funktionswechsel zu den Geschlechtswerkzeugen übergetreten war.

Am schwierigsten ist vielleicht schließlich die Linie zu beurteilen, die zu den Limaciden hinüberführt. Hier fehlt uns bei der vorgeschrittensten Ausbildung, welche der *Limax maximus* in seinen Genitalien darstellt, beinahe jedes Kriterium für die morphologische Herleitung der Teile, das Vas deferens macht sein Ende nicht durch Ausbildung eines Epiphallus kenntlich, denn das Sperma wird ohne Hülle übertragen, der Penis, ohne Flagellum, bildet den einfachen Schlauch mit Längskamm im Innern, wie wir ihn bei *Urocyclus* und *Parmacella* als die typische Form der Pfeildrüse erkannten. Alle weiteren Anhänge fehlen, die fingerförmigen Drüsen, der Pfeilsack, ja jeder Drüsenbelag am Atrium. Vielleicht könnte man eine Entscheidung über die wahre Abgrenzung und Herkunft des Penis erhoffen von der Entwicklungsgeschichte oder noch mehr von einem so ungewöhnlichen Vorkommnis, wie es ASHWORTH von einer *Helix pomatia* beschrieb<sup>1</sup>. Dieses Tier hatte außer den normalen Genitalien noch einen Penis auf der linken Seite, ohne allen Zusammenhang mit der Gonade oder den Genitalwegen; das Gebilde bestand lediglich aus dem eigentlichen Penis und der distalen Hälfte des Samenleiters, so weit er an der Rute entlang zieht von der Einmündung ins proximale Ende bis zur Geschlechtsöffnung; das isolierte Organ beweist wohl durch die vollkommene Loslösung aus dem übrigen Zusammenhange, wie weit der Penis als Neuerwerbung zu dem altererbten Genitalschlauch zu rechnen ist<sup>2</sup>. Ein derartiger Fall ist meines Wissens bisher von einem Limaciden nicht beschrieben, kann also auch nicht zur Aufklärung herangezogen werden. Mir

<sup>1</sup> J. H. ASHWORTH, A specimen of *Helix pomatia* with paired male organs. Proceed. R. Soc. Edinburgh. XXVII. 1907.

<sup>2</sup> Es liegt nahe, auch im Penis ein anfangs paariges Organ zu vermuten, das erst nachträglich durch Funktionswechsel in den Dienst der Begattung getreten ist. Doch fehlt mir dafür der Schlüssel.



scheint, daß da wieder die vergleichende Morphologie sich mit der geographischen Verbreitung verbinden muß, um wenigstens einige Aufklärung zu schaffen.

Da ist zunächst jene blasse Form von Limaciden, die von Südosten her gerade die Grenzen unsres Vaterlandes überschreitet, der *Limax coerulans*, den ich glaubte als *Limacopsis* abtrennen zu sollen. Wenn er bis Siebenbürgen und Kreta reicht, so schließt sich in derselben Richtung, vom Kaukasus bis Turkestan und Persien, jene stärker gekielte Gattung an, die BÖTTGER eben auf dieses Merkmal hin als *Gigantomilax* bezeichnete. Beide zeigen in den Genitalenden nur geringe Unterschiede. Da sehen wir bei *Limacopsis* (Fig. 8) den Spermovidukt sich in einen kurzen Ei- und einen ebenso kurzen und weiten Samenleiter spalten, die unmittelbar nebeneinander zum Atrium ziehen und sich in dieses öffnen, ohne daß der Samenleiter eine weitere Biegung beschriebe wie sonst üblich. Neben seiner Mündung ins Atrium sitzt ein muskulöser Blindschlauch an, den ich als Pfeildrüse auffaßte. KOSTAL zeigte, daß die Wand des Blindsacks sich von der Mündung her nach innen verdoppelt und einfaltet, und daß diese Einfaltung bei der Copula nach außen vorgestülpt wird, daher das Organ bei der Begattung mitwirken und Penis heißen müsse. Die Mitwirkung zur Vereinigung der Geschlechter ist zuzugeben, nicht aber die morphologische Bezeichnung, so wenig als bei der Pfeildrüse mancher Urocycliden (Fig. 6b).

Es fragt sich aber, ob die Pfeildrüse etwa zum Penis wird, dadurch daß das Vas deferens sich verlängert und in ihr Blindende mündet. Für die Beantwortung dieser Frage müssen wieder die östlichen Limaciden herangezogen werden. Da ergeben einmal die *Limax*-Arten, die vom Kaukasus bis Turkestan reichen, daß der einfache Samenleiter unsrer deutschen Arten auf nachträglicher Vereinfachung beruht, denn das Vas deferens schwillt unmittelbar vor seiner

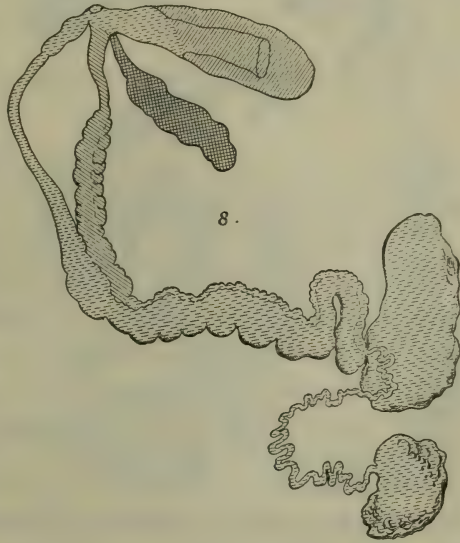


Fig. 8. Genitalien von *Limax* (*Limacopsis*) *coerulans*.



Vereinigung mit dem Penis über dem Penisretraktor zu einer kurzen Erweiterung an, die nur als Epiphallusrest zu deuten sein dürfte (Fig. 9a). Diese Bildung findet sich bei keinem *Limax* westlich vom Kaukasus. Andererseits kommt bei *Limax*-Formen aus Montenegro, dem altertümlichen Winkel, eine neue Komplikation (Fig. 9b). Während die Tiere äußerlich sich nicht von einem *Limax maximus cinereoniger* unterscheiden und auch denselben einfachen, noch kurzen Penis mit der inneren Längsfalte haben, so trägt dieser Penis an seinem proximalen Ende nach Art eines Flagellums einen derben



Fig. 9. Aus den Genitalien von *Limax*. a, Endwege einer turkestanischen; b, einer montenegrinischen Art; c, Proximales Penisende von *Limax graecus*; d, Sehr langer Penis eines *Limax maximus*.

Blindsack, der dem von *Limacopsis* (Fig. 8) gleicht und ebenso als Pfeildrüse gelten muß. Die Aussackung des Atriums, welcher bei *Limacopsis* dem Blindsack anhaftet, stellt somit den Rest eines verkürzten Penis dar.

Von hier führt nun ein weiterer Schritt zu einem *Limax*, bei dem sich der Penis außerordentlich verlängert hat, zum *L. graecus* (Fig. 9c). Hier haben wir einen langen Penissschlauch mit Längsfalte wie beim *L. maximus*, nur daß das Vas deferens erst ein Stück oberhalb des Retraktoransatzes heraustritt und daß über seiner Mündung der Schlauch noch zu einem Blindsack sich verlängert.

Die innere Längsfalte reicht bis in seinen Fundus hinauf. Wenn ich früher diese Bildung aus der scheinbar einfacheren des *Limax maximus* durch verstärkten Blutdruck bei der Ausstülpung während der Copula glaubte erklären zu sollen, so scheint mir diese Auffassung jetzt nach erweiterter Kenntnis einer Modifikation zu bedürfen. Der Blindsack ist nichts anderes als die Pfeildrüse, die aber in ihrer Struktur sich dem Penis angepaßt hat, ähnlich wie bei *Urocyclus*, aber zum Unterschied von diesem mit dem Penis verschmilzt. Und diese Verschmelzung führt endlich zu dem so verbreiteten einfachen Penis der echten *Limax*-Arten, mit der Längsfalte im Innern und mit dem

Eintritt des Samenleiters unmittelbar neben dem Retraktor ohne proximalen Blindsack. Dieser einfache Schlauch, der in seiner Länge außerordentlich wechseln kann von einem Viertel der Körperlänge bis zu ihrem dreifachen Maß (Fig. 9d), also im Verhältnis von 1:12, und der damit zu einer reichen Gliederung der Arten in Zentral-europa und den Mittelmeerländern geführt hat, die noch weiterer Untersuchung bedarf, ist demnach kein ursprüngliches Gebilde, sondern er ist entstanden durch morphologische und funktionelle Verschmelzung gewiß ganz verschiedener Anlagen, des Penis und der Pfeildrüse, die anfangs eine Drüse war im Dienste der Nahrungsaufnahme. Die Aufklärung der verwickelten Verhältnisse aber schien mir nur möglich an der Hand der Pendulationstheorie.

---

Herr HAECKER (Stuttgart) erläutert seine Wandtafeln zur allgemeinen Biologie.

Herr M. HASPER (Marburg):

Polzellen und Keimdrüse bei *Chironomus*.

Die Demonstration sollte einige Stadien in der Entwicklung der Polzellen von *Chironomus* zum Geschlechtsorgan vorführen. Die ausgestellten Schnitte zeigten zunächst den Austritt einiger Furchungskerne unter gleichzeitiger Vorbuchtung und Abschnürung eines Teils des Keimhautblastems mit charakteristischen, stark färbbaren Einlagerungen am hinteren Ende des Eies. Die so entstandenen Polzellen verbleiben, sich durch Teilung vermehrend, zwischen Keimhautblasten und Chorion, bis die Bildung des Blastoderms durch Einrücken der Furchungskerne in das Blastem vollendet ist, um sich sodann durch die zylindrischen Zellen der Keimhaut am Ort ihrer Entstehungen wieder in das Innere des Eies einzudrängen. Hier rücken sie mit dem dorsal wachsenden Schwanzwulst zwischen diesem und dem Dotter kopfwärts bis an das hakenförmig eingekrümmte Ende des Keimstreifs, wo sie an das caudale Ende des Mesoderms zu liegen kommen. Bei der nun erfolgenden Zusammenziehung des Embryo gelangen sie, ventro-lateral vom Enddarm in zwei Gruppen angeordnet, in das neunte Segment, wo wir sie bei der ausgegeschlüpften Larve als junge Keimdrüse wiederfinden.

Herr JOSEPH ASSMUTH S. J. (St. Xaviers College, Bombay, z. Z. Berlin): Termitophile Dipteren, speziell physogastre und stenogastre Exemplare von *Termitoxenia assmuthi* Wasm.

Schon der äußere Bau zeigt unverkennbar, daß *Termitoxenia* hermaphroditisch ist: die Lage der letzten Abdominalsegmente macht eine Begattung zur absoluten Unmöglichkeit. Die stenogastren In-

dividuen lassen die Verwandtschaft mit den Phoriden besonders deutlich erkennen durch den Bau der Thorakalanhänge, des Kopfes usw. — Eine ausführliche Arbeit über die Anatomie von *Termitox. assm.* ist in Vorbereitung.

Herr SIMROTH (Leipzig): *Planctonemia*.

Herr MEISENHEIMER (Marburg): a) Zur Ovarialtransplantation bei Schmetterlingen. b) Zur Flügelregeneration bei Schmetterlingen als Erläuterung zu dem gehaltenen Vortrag.

Herr Prof. RICHTERS (Frankfurt a. M.) demonstrierte drei *Makrobiotus*-Arten von Victoria-Land, 77° s. Br. Das Untersuchungsmaterial stammte von der »Discovery«-Expedition und war ihm von Herrn CARDOT-Charleville überlassen worden. Von der einen Art wurden auch die Eier gefunden; sie wird als *M. meridionalis* beschrieben werden.

## Vierte Sitzung.

Mittwoch, nachmittags 3—5 Uhr.

Es wurde zunächst eine Reihe von Demonstrationen abgehalten

Zuerst gab Herr KOBELT (Schwanheim) Erläuterungen zu seiner Demonstration:

Über das vergleichende Studium der mitteleuropäischen Flußfaunen und seine Bedeutung für die Entwicklungsgeschichte der Flüsse.

Herr KOBELT hat eine größere Anzahl Süßwassermuscheln der Gattungen *Unio* und *Anodonta* ausgestellt, um an denselben zu demonstrieren, in welcher Weise eine gründliche vergleichende Erforschung der Faunen der verschiedenen mitteleuropäischen Flußsysteme für die Feststellung der Veränderungen verwendet werden kann, welche der Lauf unsrer Flüsse seit dem Beginn der Diluvialperiode oder auch schon seit der letzten Tertiärperiode erlitten hat. Er geht von dem Grundgedanken aus, daß in dieser ganzen Zeit die physikalischen Bedingungen besonders in den kleineren Gewässern keine Veränderungen erlitten haben, welche eine Unterbrechung des regelmäßigen Fortbestandes der Fauna zur Folge hätten haben müssen, daß somit die heutige Fauna uns ein getreues Abbild derjenigen Verhältnisse geben müsse, welche am Beginn der Diluvialperiode bestanden haben; — und daß also Verwandtschaften und Verschiedenheiten sichere Grundlagen für wichtige Schlüsse abgeben können. K. ging von den Verhältnissen des Rheins aus und zeigte an den ausgestellten Formenreihen, wie sich noch ganz genau die ursprüng-



liche Vierteilung des heutigen Rheingebietes — Schweizer Rhein, Oberrhein, Neckar- und Maingebiet und Niederrhein nachweisen läßt, wie die Najadeen zeigen, daß Schweizer Rhein einschließlich der oberen Rhone nicht dem alten Rheinsystem, sondern dem Donaugebiet angehören, und besonders auch wie im Maingebiet jeder einigermaßen wichtigere Nebenfluß von seiner besonderen Rasse von *Unio batavus* bewohnt wird, welche in allen Varietäten ihren Grundcharakter festhält. Allerdings ist für diese Untersuchungen ein unendlich viel reicheres Material nötig, als man gewöhnlich in Museen von den zu den »Stiefkindern der Wissenschaft« gehörenden Flußmuscheln vorfindet. Die Senckenbergische Gesellschaft hat den Anfang mit der Anlage einer Zentralsammlung der deutschen Najadeen gebracht, die nach der Demonstration von zahlreichen Zoologen mit großem Interesse besichtigt wurde.

---

Herr WILHELMI (Zürich): Zur Biologie der Seetricladen.

1. Ködermethode.

2. Gleitende Bewegungen, durch Kontraktionen der ventralen Längsmuskeln des Hautmuskelschlauches erzeugt; nach Schnittpräparaten [Färbung (HEIDENHAIN), Nachvergoldung (APATHY), Haemalaun (MAYER) oder Haematein I-A-Rubinammoniumpikrat (APATHY)]. Frontalschnitte durch *Bdelloura candida*.

3. Die Haftzellen und Haftpapillen; und Kommunikation der Kantendrüsen mit frei mündenden erythrophilen Körperdrüsen. *Bdelloura candida*, Querschnitt, HEIDENHAIN-Orange-G.

4. Struktur (speziell Drüsen) des Pharynx. Sagittalschnitt durch *Proc. ulvae*; Haemalaun-Orange-G.

5. Die Schlingbewegung des Pharynx beim Fressen; *Proc. lobata*, Totalpräparat, Haemalaun.

6. Gefütterte *Bdell. candida*, Totalpräparat, Haemalaun, Quetschfixiermethode.

7. Endoparasitische *Hoplitophrya uncinata* in der Pharynxhöhle von *Proc. lobata*. Totalpräparat, Quetschfixiermethode, Haemalaun; die Infusorien sind mit Immersion untersuchbar.

8. Gelegenheitsparasitismus von Procerodiden auf *Anguilla* juv.; Totalpräparat.

9. Encystierte *Proc. lobata*. Total- und Schnittpräparat. Zusammensetzung der Schleimhülle.

10. Wechselseitige Kopulationen *Proc. dohrni*; Totalpräparat.

11. Hypodermale Sperma-Imprägnation bei *Sabussowia dioica*, Schnittpräparat, Haematin I-A-Orange-G.

12. Die dorsalen Wassergefäße von *Proc. ulvae*, mit Pigment-

ablagerung, an Totalpräparaten bei schwacher und starker Vergrößerung gezeigt.

13. Quetschfixiermethode. Totalpräparate von *Bdelloura candida* und *Cercyra hastata*.

14. Erhaltung der Gewebe, speziell des Parenchyms bei Celloidin-Paraffin-Einbettung nach APATHY; an Schnittpräparaten durch *Bdell. candida* und *Planaria gonocephala* demonstriert; desgleichen Schnittserien.

Herr Prof. LOHMANN (Kiel): Gehäusebildungen bei Appendicularien als Erläuterung zu dem gehaltenen Vortrag.

Herr Prof. VANHÖFFEN (Berlin): *Rhabdopleura* und *Cephalodiscus* von der Winterstation der deutschen Südpolarexpedition.

Herr Dr. W. HARMS (Bonn): Über den Einfluß des Hungers auf die Wirbelsäule der Tritonen als Erläuterung zu dem zu haltenden Vortrag.

---

Hierauf folgt der Vortrag des Herrn HAECKER (Stuttgart):

#### **Radiolarien-Studien (mit Lichtbildern).**

Der Vortrag wird an anderer Stelle veröffentlicht werden.

#### **Diskussion.**

Herr Prof. RHUMBLER (Münden):

Die Ausführungen HAECKERS haben gezeigt, daß die von DREYER zur Erklärung des Radiolarienskeletts herangezogenen Minimalflächengesetze, nicht in dem Umfange gelten, wie DREYER annehmen zu dürfen geglaubt hat. Das hätte sich von vornherein erwarten lassen, denn die Minimalflächengesetze können in der Weise, wie sie DREYER in Aktion glaubte, nur innerhalb von homogenen flüssigen Grenzflächen zur Wirkung kommen; das Radiolarienskelett wird aber innerhalb der Sarkode zur Abscheidung gebracht, die ganz bestimmt keine homogene, in all ihren Teilen gleichgebaute Flüssigkeit darstellt, sondern die als anisogene Flüssigkeit aufgefaßt werden muß. Anisogene Flüssigkeitslamellen und Grenzflächen, denen also die Herstellung mathematischer Minimalflächen, oder absoluter Minimalflächen nicht möglich ist, können nur »relative Minimalflächen« auf Grund der Flüssigkeitsgesetze erzeugen.

Relative Minimalflächen können aber jede beliebige Form unter der lokal verschiedenen Struktur ihrer flüssigen Umgebung (Sarkode) annehmen; so daß das Radiolariengerüst zu jeder beliebigen Abweichung vom Minimalflächenbau freie Bahn hat.

Wenn trotzdem die Gerüstteile, wie wir auch aus HAECKERS Vortrag wieder gesehen haben, sich häufig einer Einordnung in ein

absolutes Minimalflächen- oder Minimalstrecken-System erheblich nähern, so liegt das daran, daß auf die Strecken hin, auf welchen das Gerüst den absoluten Minimalflächenweiten unterworfen erscheint, die abscheidenden Sarkodeteile als homogen bzw. sehr wenig anisotrop strukturiert aufzufassen sind; sind also, beispielsweise, die Plasmavakuolen, die einen Gerüstteil umgrenzen, alle genau gleichwertig, dann wird man absolute d. h. mathematische Minimalflächen erwarten müssen, sind sie aber ungleichwertig — d. h. ist ihr Inhalt je nach ihrer Lagerung ein verschiedener — so können sie nach Maßgabe ihrer Ungleichwertigkeit die Gerüstsubstanz in ganz beliebiger Weise modellieren.

---

Vortrag des Herrn HERMANN JORDAN (Tübingen):

**Die Phylognese der Filtervorrichtungen im Pylorusmagen der Malacostraca.**

(Mit 7 Figuren.)

Im Jahre 1904 habe ich die Filtervorrichtungen im »Pylorusmagen« vom Flußkrebse beschrieben<sup>1</sup>. Es lag die Frage nahe, ob ein ähnlicher Apparat auch bei andern Malacostracen zu finden sei und ob er vor allem bei niederen Angehörigen dieser Unterklasse nicht in größerer Einfachheit aufträte. Wir würden dergestalt das willkommene Bild einer Entwicklungsreihe vor uns sehen, wie wir sie in der vergleichenden Biologie zu erhalten gewöhnt sind.

Wie ich (und vor mir DE SAINT-HILAIRE und CUÉNOT) gezeigt habe, gehört der Krebs zu denjenigen Tieren, die mit einem drüsenförmigen Mitteldarm (früher fälschlich Leber genannt) versehen sind. Daß auch bei niederen Malacostracen (um uns auf diese zu beschränken) dem schlauch- oder drüsenförmigen Mitteldarm (Mitteldarmdrüse) neben der Fermentsekretion die Absorption der Hauptsache nach zufällt, dürfte keinem Zweifel mehr begegnen<sup>2</sup>.

Derartige sezernierende und resorbierende »Lebern« finden wir bei einer großen Anzahl von Tieren, ich nenne nur die Gastropoden, Lamellibranchiaten, Arachnoiden usw. Allein die Crustaceen nehmen eine Sonderstellung ein: die Anordnung des größten Teiles ihres Mitteldarms zu einem drüsenartigen Gebilde dient nicht nur der Oberflächenvergrößerung: Abseits von dem geraden Hauptdarmkanal

---

<sup>1</sup> JORDAN, 1904, Die Verdauung und der Verdauungsapparat des Flußkrebse (*Astacus fluviatilis*). Arch. ges. Physiol. Bd. 101. S. 263—310.

<sup>2</sup> McMURRICH, J. PLAFAIR, 1897, The Epithelium of the So-called Midgut of the Terrestrial Isopods. Journ. Morphol. Vol. 14. p. 83.

GUIEYSSE, A., 1907, Étude des organes digestifs chez les crustacés. Arch. Anat. microsc. T. 9. p. 343—494.



gelegen, wird die Mitteldarmdrüse vor den Hartteilen der Nahrung durch jene komplizierten Filterapparate geschützt. Ähnliches fand ich bei *Aphrodite aculeata*, wo der Darm nichts ist als eine Presse, berufen die verdaute Nahrung in die — je mit einem Filter geschützten — »Leber«-*Coeca* zu treiben, und die Preßrückstände unschädlich durch den After auszustoßen<sup>1</sup>.

Wiederum unterscheidet sich die Filtervorrichtung der Crustaceen wesentlich von derjenigen der *Aphrodite*. Hatte der letztgenannte Apparat lediglich die Aufgabe die Hartteile der Nahrung zurückzuhalten, so leistet der Pylorusmagen der Krebse dreierlei. 1) Die Nahrung zu filtrieren, 2) das Filtrat einmal dem Mitteldarm, dann und vornehmlich der Mitteldarmdrüse zuzuführen, 3) den Filtrerrückstand, ohne daß ein Teil des aktiven Mitteldarmepithels von ihm auch nur berührt worden sei, dem (chitinisierten) Enddarm zu übergeben. Wie dies beim Flußkrebse geschieht, habe ich (Arch. ges. Physiol. 1. c.) gezeigt, hier wollen wir uns auf niedere Malacostracen beschränken. Die Mannigfaltigkeit, die unser Apparat bei den verschiedenen Malacostracengruppen zeigt, ist außerordentlich groß; ich hoffe ihr in einer umfassenden Darstellung späterhin gerecht zu werden. Ich will mich hier ganz auf die großen Züge unsrer Entwicklungsreihe beschränken, und für alle Einzelheiten auf jene ausführliche Mitteilung verweisen.

*Leptostraca*<sup>2</sup> (*Nebalia*). Den Pylorusapparat finden wir bei *Nebalia* in seiner größten Einfachheit oder eigentlich nur in seiner ersten Andeutung. Wäre die Wand des *Pylorus* einfach gestaltet, so würde sein Lumen im Querschnitt ein Oval sein, mit vertikaler längster Achse. In der Tat aber wird durch seitliche Längswülste (*SW*) das Lumen in einen oberen und einen unteren Raum geteilt. Den oberen wollen wir Preß- oder Stauraum<sup>3</sup> nennen (Fig. 1 *StR*), den unteren Drüsenfilter (*DF*). Der Preßraum zeigt nun (im Querschnitt) noch zwei, auf jeder Seite einen, Zipfel, die also — körperlich gesprochen — als Längsrinnen aufzufassen sind: Die Mitteldarmfilterrinnen (Fig. 1 *MF*). Wie man auf der Fig. 1 sieht, ist vom Preßraum her der Zugang zu beiden von uns als »Filtrerräume« bezeichneten Gebilden, nur durch einen ziemlich

<sup>1</sup> JORDAN, 1904, Die physiologische Morphologie der Verdauungsorgane bei *Aphrodite aculeata*. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 78. S. 165—189. (Biol. Zentralbl. Bd. 24. S. 321—332.)

<sup>2</sup> Alle mitgeteilten Resultate wurden an lückenlosen Quer- und Horizontalschnittserien gewonnen.

<sup>3</sup> Auf Preß- oder Stauwirkung oder beides wird es bei allen Formen ankommen, doch habe ich hierfür nicht bei allen Beweise.

engen, mit außerordentlich starken Chitinborsten besetzten Spalt möglich, den die Seitenwülste einmal mit einander (Drüsenfilter) dann je mit dem verdickten Dache des *Pylorus* bilden (Mitteldarmfilter). Die Enge des Durchgangs, vor allem die starken, langen, dichtstehenden Haare leisten bei *Nebalia* den Filtrierungsprozeß.

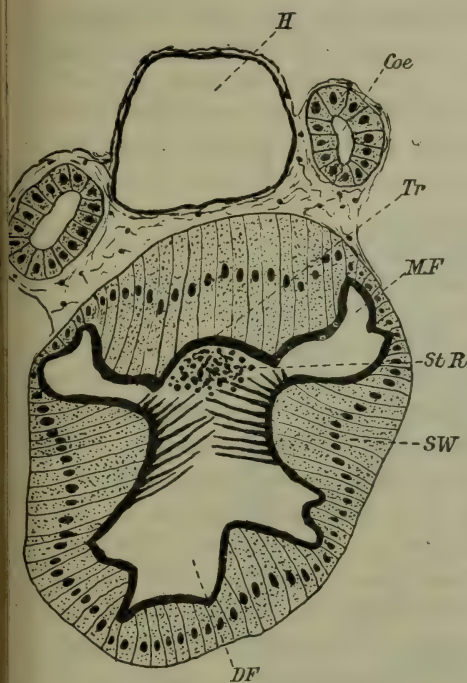


Fig. 1.

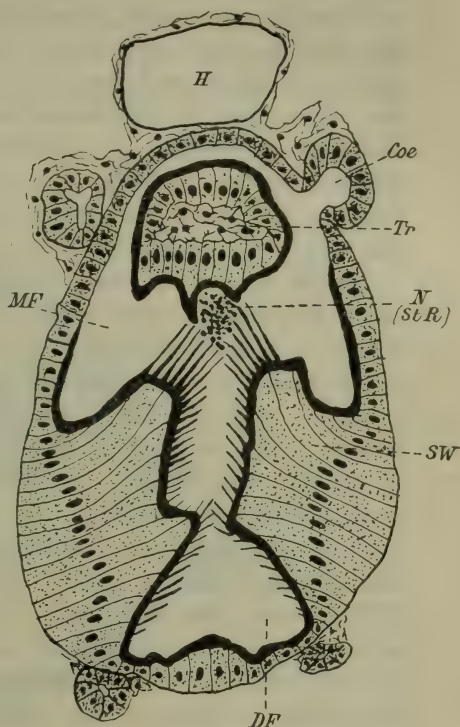


Fig. 2.

Fig. 1. *Nebalia*. Querschnitt durch den Pylorus. *H*, Herz; *Coe*, Coecum (paarig); *Tr*, Dach des Pylorus, verdickt, weiter hinten sich als Trichter abhebend; *MF*, Mitteldarmfilter; *StR*, Stauraum (größere Teile der Nahrung enthaltend); *SW*, Seitenwulst; *DF*, Mitteldarmdrüsenfilter. Vergr. 234.

Fig. 2. *Nebalia*. Querschnitt durch den Pylorus, weiter hinten als Fig. 1. *Tr*, Trichter; *N*, größere Teile der Nahrung im Stauraum, sonst wie Fig. 1. Vergr. 234.

Von der *Cardia* her sind beide Filterräume gleichfalls zugänglich, aber auch in ähnlicher Weise gegen größere Nahrungsbestandteile geschützt. Beim Mitteldarmfilter tun dies die beiden Seitenwülste (*SW*), beim Drüsenfilter sind hierfür besondere Vorsprünge der Pylorusseitenwand ausgebildet, welche nach dem Mitteldarm zu fast



völlig verschwinden. (Ein Rest hiervon ist noch in Fig. 1 zu erkennen.<sup>1</sup>)

Im Gegensatz zu jenen Räumen ist die »Presse« von der *Cardia* her ungehindert zugänglich. So wird hier der Hauptinhalt der *Cardia* eintreten, und da der Raum — je mehr wir uns dem Mitteldarm nähern — an Durchmesser abnimmt, so ist unter der Druckwirkung der wohlentwickelten Magenmuskulatur, eine Stau- und damit Preßwirkung anzunehmen, deren Resultat uns die Nahrungsballen in Fig. 2 andeuten (*N*). Somit hat die ganze Anordnung zur Folge, daß der abgedaute Saft in die, lediglich gegen gröbere Elemente geschützten, Spaltensysteme eindringt, die wir Filterräume genannt haben. Daß die Siebwirkung schon bei *Nebalia* nicht eben schlecht ist, zeigt das verhältnismäßig fein granulierten Gerinnsel, das sich in jenen Spalten befindet.

Sehen wir nun vorab, was mit dem Inhalt des obern (Mitteldarm-)Filterpaares geschieht. Die Wände der Rinne gehen nach hinten zu, naturgemäß kontinuierlich in den Mitteldarmrest über, der so gut wie der drüsenförmige Teil des Mitteldarms zu resorbieren imstande ist, (die Rückenblindschläuche vielleicht auch, welche letztere ja an dieser Stelle in den Mitteldarmrest<sup>2</sup> münden). So gelangt hier das Filtrat der Mitteldarmfilter zur Resorption. Das verdickte Dach des *Pylorus* (Fig. 2 *Tr*) hört mit der Grenze zwischen *Pylorus* und Mitteldarm keineswegs auf. Zapfenförmig hebt es sich ab, und ragt frei, an seiner Unterseite zu einer offenen Rinne gehöhlt, durch den Mitteldarm. Diese Rinne, oder wie wir weiter unten sagen können, dieses unvollständige Rohr, Trichter genannt<sup>3</sup>, mündet erst im Enddarm, diesem die groben Preßrückstände übergebend, die hier, des rektalen Chitinüberzuges wegen, nicht mehr schaden können. An der Unterseite schließt sich diese Rinne freilich nie ganz ab, aber unsere beiden Seitenwülste (*SW*) ragen gleichfalls frei als ein Paar runder Zapfen noch ein Stück nach hinten (und oben) in den Mitteldarm hinein, und hindern (auch hier noch behaart) den Austritt des Rinneninhalts in den Mitteldarm. —

<sup>1</sup> Die sehr mannigfaltige Einrichtung des direkten Zuganges der Filterräume von der *Cardia* her soll in der kurzen Übersicht, auch bei den andern Formen, nicht berücksichtigt werden. Solch ein Zugang ist stets vorhanden und stets gegen gröbere Partikel in verschiedener Weise geschützt. Vgl. den Anhang.

<sup>2</sup> Mitteldarmrest, weil dieser (sonst schlechthin Mitteldarm genannte) Teil sich nicht an der Bildung des drüsenförmigen Mitteldarmteiles beteiligt hat.

<sup>3</sup> Nach Analogie mit Insekten hat CUÉNOT für das entsprechende Rohr bei *Potamobius* diesen Namen eingeführt.



(Fig. 3). Betrachten wir nun vorab Mitteldarmfilter und Trichter vergleichend. Wenn beide Teile auch bei den verschiedenen Malacostracenformen außerordentlich verschieden gestaltet sind, so bleibt der Apparat, funktionell betrachtet, sich doch, durch die ganze uns beschäftigende Formenreihe hindurch, im Prinzip gleich. Vor allem gilt dies für das Mitteldarmfilter, das selbst noch beim Flußkrebis nichts ist, als ein, durch behaarten, engen Spalt geschütztes Rinnenpaar, das rechts und links vom Trichter in den Mitteldarmrest mündet. Der Stauraum nebst Trichter erfährt wenigstens

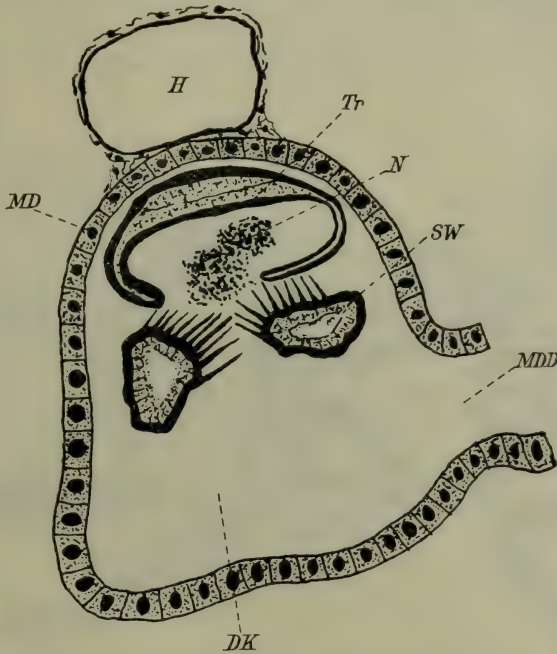


Fig. 3. *Nebalia*. Querschnitt durch den Pylorus, weiter hinten als Fig. 2. *Tr*, Trichter; *N*, Nahrungsrückstand im Trichter; *MD*, Mitteldarm; *SW*, zapfenartige Fortsätze der Seitenwülste; *MDD*, Mitteldarmdrüse (nur auf einer Seite getroffen); *DK*, Drüsenkammer. Vergr. 234.

bei den höchsten Formen die Komplikation, die ich für den Flußkrebis beschrieben habe. Der obere Teil der Seitenwülste höhlt sich zu den mandelschalenförmigen »Stauplatten« (besser wäre Preßplatten) aus, die hinten je mit einer dreieckigen Spitze endigen, deren umgelegte Ränder derart ineinandergreifen, daß ein konischer Trichter mit enger, dem Mitteldarm zugekehrter Spitze, entsteht: die Reuse. Dieser Konus erst ragt in den, Trichter genannten, röhrenförmigen Fortsatz des Pylorusdaches (besser von dessen Chitin), der wohl auch dem Trichter der niederen Formen homolog ist. Daß durch

Einschaltung der elastischen engen Reuse die Stauwirkung viel ergiebiger ist, als bei den niederen Formen, wo der Trichter so zu sagen die unmittelbare Fortsetzung der Pressenwand ist, liegt auf der Hand.

Und nun zum Drüsenfilter, dem wichtigsten und in seiner Phylogenese interessantesten Teil des Apparats. Bei *Nebalia* geht das Drüsenfilter in denjenigen Teil des Mitteldarms über, in welchen die untern Blindschläuche, die »Leberschläuche« münden (Drüsenkammer *DK* Fig. 4); so muß das Filtrat in diese Schläuche gelangen, da die beiden Zapfen der Seitenwülste (*SW*), die, wie wir hörten, eine Entleerung des Trichters hindern, zugleich jenen Vorraum der Blindschläuche gegen den Mitteldarm einigermaßen ab-

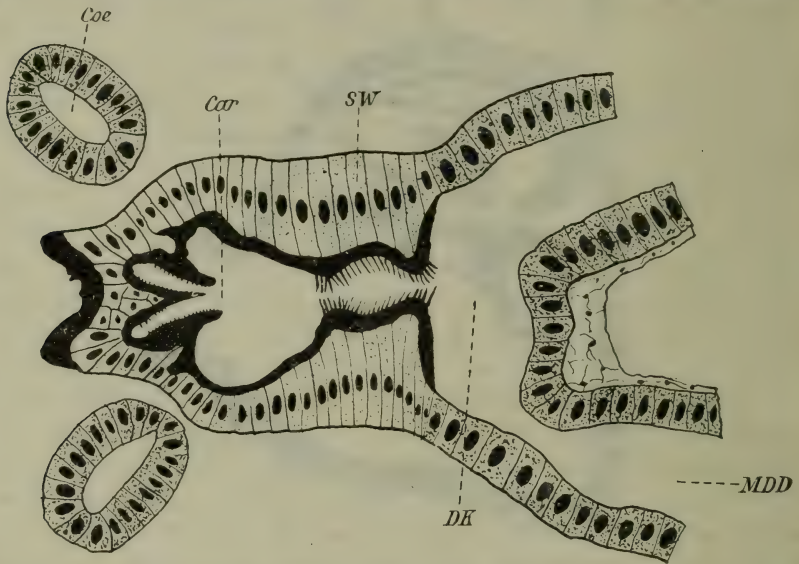


Fig. 4. *Nebalia*. Horizontalschnitt durch den (etwas gebogenen) Magen. *Car*, Cardia. Sonstige Erklärung siehe vorige Figuren. Vergr. 234.

schließen (vgl. Fig. 3). Sehen wir nun was bei höheren Malacostracen aus diesem Drüsenfilter wird. Die Grundanordnung: Seitenwülste, die einen unteren Drüsenfilterraum abgrenzen<sup>1</sup>, können wir durch die ganze in Frage stehende Formenreihe verfolgen; allein es hat bei diesen behaarten, raumeinengenden Wülsten nicht sein Bewenden. Schon bei den *Arthrostracen* (welche überhaupt für uns die interessantesten Übergänge zeigen) tritt in dem — bei *Nebalia* ja noch einheitlichen Filterraum (Fig. 2) — eine mediane, längslaufende

<sup>1</sup> Bezüglich der unmittelbaren Verbindung dieses Raumes mit der Cardia siehe Fußnote 1, S. 258 und Anhang.

Leiste auf (Mittelleiste Fig. 5 *LM*). Sie füllt bis auf 2 Spalten den in Frage stehenden Raum aus. Im Querschnitt sind beide Spalten etwa einem nach unten und je nach außen gerichteten Hörnerpaar vergleichbar. Der Zugang zu diesen beiden Spalten ist äußerst eng und schon an sich eine bessere Schutzeinrichtung, als bei *Nebalia* das ganze Filtersystem, muß doch die Nahrung beider-

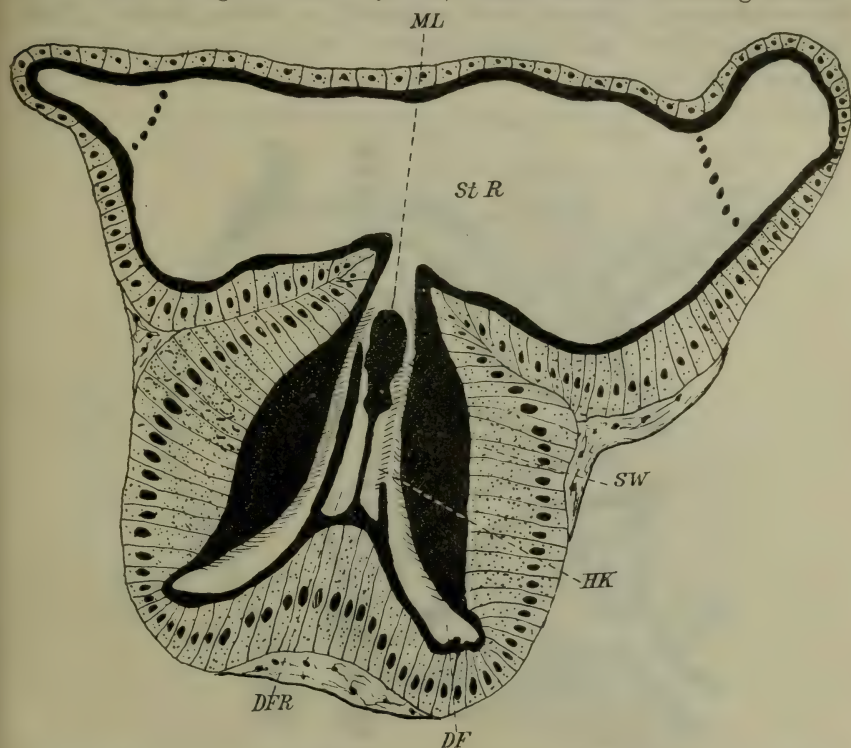


Fig. 5. *Idothea triuspudata*. Querschnitt durch den Pylorus. Am Stauraum (*St R*) sind Einzelheiten weggelassen, die in der ausführlichen Mitteilung Darstellung finden sollen. *ML*, Mittelleiste; *SW*, Seitenwulst; *HK*, Haarkamm; *DFR*, Drüsenfiltrerrinne; *DF*, Drüsenfilter. Vergr. 234.

seits zwischen den (je nach Art mannigfach gestalteten) Vorsprüngen der Seitenwülste<sup>1</sup> und dem verdickten freien Rande der Mittelleiste — alles stark behaart — hindurch. Trotzdem beginnt der eigentliche Filtrierungsprozeß erst innerhalb der beiden beschriebenen Spalträume<sup>2</sup>. Die Mittelleiste hat im Querschnitt eine Form, die an

<sup>1</sup> Bei *Caprella* sind es z. B. zwei, einander überlagernde behaarte Zungen, (im Querschnitt), also in Wirklichkeit Septen, so daß das Filtrat eine Art Zickzackweg zurückzulegen hat.

<sup>2</sup> Nach Quer- und Horizontalschnittserien von *Idothea* und *Caprella* Vgl. Fig. 5.



einen gleichgerichteten Schnitt durch eine Eisenbahnschiene erinnert, wir können dergestalt Schienenbasis, Schienenträger und Schienenkopf unterscheiden. Wie bei einer Bahnschiene ist der Raum zwischen Basis und Kopf jederseits eine Rinne, hier die eigentliche Drüsenfilterrinne. Nun laufen aber vom äußeren Rande der Schienenbasis — hier festgewachsen — zum äußeren Rande des Schienenkopfes — diesem sich anlegend — starke Haare. Diese Pfeilerhaare, wie wir sagen könnten, tragen ihrerseits zierliche Kämme feinerer Haare, welche die Zwischenräume zwischen den

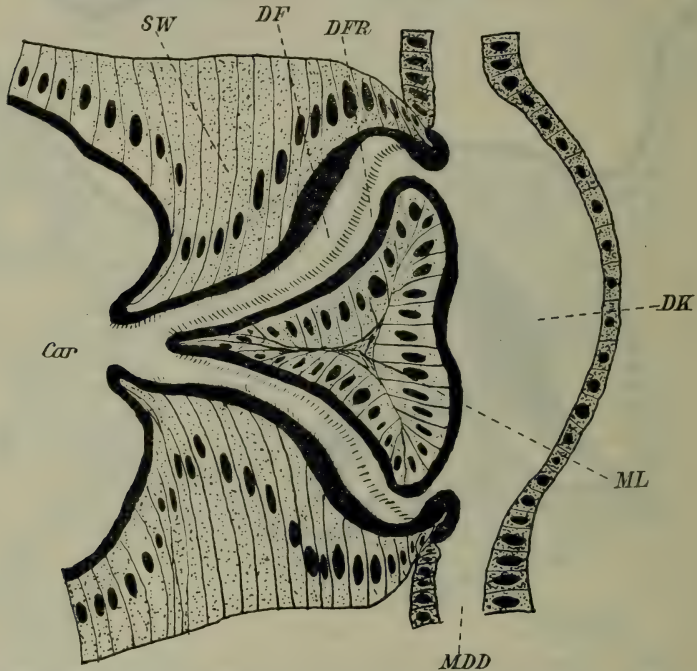


Fig. 6. *Gammarus pulex*. Horizontalschnitt durch den Pylorus. Car, Cardia; SW, Seitenwulst; DF, Drüsenfilter; DFR, Drüsenfilterrinne; ML, Mittelleiste; DK, Drüsenkammer; MDD, Mitteldarmdrüse. Vergr. 234.

einzelnen Pfeilern völlig bedecken. So ist die Filterrinne (DFR) gegen den Spaltraum (Filterraum DF) durch ein außerordentlich feines Sieb abgeschlossen, durch welches das Filtrat der Wulstvorsprünge ein weiteres Mal filtrieren muß. Und alle Substanz, die in die Drüse gelangen soll, muß diesen Weg zurücklegen. Denn hinten, in der Nähe der (»Leber«-)Coecamündung verbreitert sich die Mittelleiste; ihre beiden Seitenflächen, die je eine Filterrinne tragen, beschreiben (im Horizontalschnitt) einen Bogen nach außen. Hier vertiefen sich die Filterrinnen, da die Siebhaare einen flacheren

Bogen beschreiben, als die Mittelleistenwände, zugleich aber legen sich — am Ende ihres Bogens — die Haare derart an die Außenwand des Filterraumes, daß dieser in der Richtung zum Mitteldarm durch das schräg gespannte Sieb völlig abgesperrt wird. Der unfiltrierten Nahrung des Filterraumes bleiben nur zwei Wege: durch das Sieb hindurchzutreten, oder, wenn das unmöglich ist, hinauf und zurück in den Preßraum und seiner Fortsetzung auszuweichen. Die vertiefte, filtraterfüllte Rinne steht unmittelbar mit der vom Mitteldarm gebildeten »Drüsenkammer« (*DK*) in Verbindung, in welche die (»Leber«)Coecca münden. Ein nach hinten

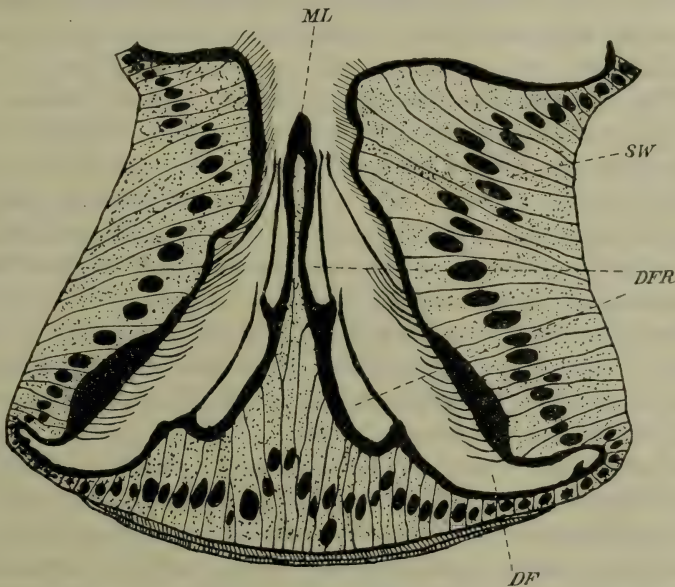


Fig. 7. *Gammarus pulex*. Querschnitt durch den Pylorus. *ML*, Mittelleiste, *SW*, Seitenwulst; *DFR*, Drüsenfiltrerrinne; *DF*, Drüsenfilter. Vergr. 234.

ragender Fortsatz des »Schienenkopfes« vertritt hier die Stelle der beiden Vorsprünge der Seitenwülste bei *Idothea*, und verhindert das Filtrat daran, in den Darm, die Rückstände in die Schläuche zu entweichen, nicht ohne ganz hinten Raum für den Durchtritt des »Leberkots« in den Enddarm zu lassen.

Einen weiteren Schritt aufwärts sehen wir bei *Gammarus*, wo an Stelle der einen Rinne, jederseits deren zwei übereinander angebracht sind, so daß die »Schienenbasis« der oberen Rinne für die untere die Rolle des Schienenkopfes, gegen den sich zum Abschluß die Haarkammspitzen legen, übernimmt. Die Kämme selbst sind hier, und bei höheren Formen nicht lediglich ein Sieb für den Fil-

terrauminhalt (wie das bei *Idothea* wahrscheinlich, bei *Caprella* sicherlich der Fall ist): Die Spitzen der Haare sind in viel bestimmterer Weise als bei *Idothea* dem Strome entgegengerichtet, der aus der Presse kommt; so wird mehr und mehr der Spalt zwischen Kammspitzenreihen und »Schienenkopf« usw. der Hauptdurchgang in die Rinnen. Ja bei *Squilla mantis* scheint es, daß aus den Haarkämmen zusammenhängende Lamellen entstanden sind, so daß nur mehr der letzterwähnte Spalt als Eingang in die Rinne übrig bleibt: diese Anordnung ist wohl besonders geeignet, die aus der Presse kommende, verdaute Nahrung aufzufangen, während die größeren Bestandteile in den starren, schräg nach oben gerichteten Haaren der Seitenwülste stecken bleiben, wenn sie überhaupt soweit haben gelangen können (vgl. meine Arbeit l. c. PFLÜGERS Archiv Bd. 101, Taf. 7 Fig. 4). Mit der Einrichtung der »Fanghaare« erscheint nun auch eine größere Zahl von Rinnen zweckmäßig. Tatsächlich nimmt nun die Zahl der Rinnen im Laufe der Entwicklung zu, so daß wir bei den Thoracostracen eine große Anzahl derartiger Bildungen finden, die sich da, wo die Mittelleiste nach außen umbiegt, von dieser abheben, jederseits einen schönen etwa halbkugligen Siebkorb aus Rippen und Querkämmen bildend. Zwischen Korb und Verbreiterung der Mittelleiste, an des Korbes konvexer Seite, ist hier der Raum, allen Rinnen gemeinsam, der das Filtrat aufnimmt, und es ähnlich wie bei den Arthrostracen in die »Leber« leitet, wie ich das für den Flußkrebse gezeigt habe.

Anhang (nicht vorgetragen). Hier schon möchte ich die Gelegenheit ergreifen, ein Mißverständnis aufzuklären, das L. W. WILLIAMS<sup>1</sup> unterlaufen zu sein scheint. Er sagt S. 169 wörtlich: »The view of the function of the stomach which is here presented is in radical disagreement with the common explanation . . . . It is in slight disagreement with the admirable work of Jordan who failed to discover the cardiac canals<sup>2</sup> and so was led to believe that the food stream entered the lateral pouches<sup>3</sup> from the middle canal<sup>4</sup>«.

Ich habe durchaus in meiner zitierten Arbeit die »cardiac canals« nicht übersehen. In Fig. 7, 8, 9, 10 auf Taf. 7 (PFLÜGERS Arch. Bd. 101) ferner in Textfig. 3 (hier sogar mit Bezeichnung) habe ich

<sup>1</sup> WILLIAMS, LEONHARD, W., 1907, The Stomach of the Lobster and the Food of Larval Lobster. 37. Ann. Rep. Comm. Inland. Fisheries Rhode Island (Special Paper Nr. 32. p. 153–180).

<sup>2</sup> Unmittelbarer Zugang von der Cardia (NB. durch den gemeinsamen Vorraum) zum Drüsenfilter.

<sup>3</sup> Drüsenfilterraum.

<sup>4</sup> Presse.



diese Kanäle abgebildet. Auf S. 299 sage ich »Auch sehen wir, daß der Vorraum nun nicht mehr allein mit dem Stauraume kommuniziert, sondern daß rechts und links ein Eingang in das Drüsenfilter führt« usw.

Kommen wir nun zur Hauptfrage: ist dieser Weg, wie WILLIAMS meint, der einzige, den die, von der Cardia kommende Nahrung nimmt und dient der lange Doppelspalt (je zwischen Seitenwülsten und Mittelleiste) nur der Abfuhr? Ich möchte hierzu folgendes bemerken:

1. Der »Doppelspalt« ist seinem ganzen Habitus nach ein Durchgang von der Presse (Stauraum) zum Drüsenfilterraum; verhielte dies sich umgekehrt, so wäre nicht einzusehen, weshalb er durch zahlreiche gegen den Stauraum gerichtete Haare und durch relative Enge geschützt wäre: Der Spalt behinderte den Austritt von Rückstand in die Presse, ohne die Flüssigkeit, die doch im Filterraume bleiben soll, zurückhalten zu können. Beides widerspricht der Bedeutung des Apparats.

2. Der Doppelspalt ist verglichen mit dem unmittelbaren Zugang zum Filter von dem Vorraume her viel zu groß (lang!), um nur ein Abfuhrweg für den Abfall zu sein. Ein solcher, (unbehaarter!) Abfuhrweg ist übrigens nebenher, und zwar hinten vorhanden, und von mir beim Flußkrebs beschrieben und abgebildet worden.

3. Nach WILLIAMS Meinung müßte der größte Teil der Nahrung ungenutzt bleiben, da vom Vorraum und somit von der Cardia aus der Zugang zur Presse, verglichen mit den andern Wegen, bei weitem der geräumigste ist. In der Tat zeigt aber Bau und Inhalt des Stauraumes, daß es sich bei diesem Organe lediglich um eine Presse handeln kann! Nur zu diesem Berufe erwarben die Podophthalmen die Einrichtung, daß die Preßplatten nicht unmittelbar den Trichter, sondern vorab die Reuse bilden, jenen elastischen Widerstand, der seinerseits in den Trichter mündet. Ich erinnere an die von mir (l. c. PFLÜGER, S. 303) beschriebenen beiden Seitenrinnen an den Preßplatten, in denen der Inhalt besonders dicht zusammengedrückt erscheint und die so gestaltet sind, daß der abgepresste Saft hinten unmittelbar in den Doppelspalt entleert werden kann (Taf. 7 Fig. 3). Ich erinnere ferner an Taf. 7 Fig. 4, wo deutlich zu sehen ist, wie der Staurauminhalt gegen die hier scharfe Kante der Mittelleiste gedrückt worden ist so daß die Chymussäule geteilt erscheint, ohne daß man sie jedoch weiter in den Doppelspalt verfolgen könnte, was der Fall sein müßte, käme sie daher! Ferner sieht man deutlich, wie kleine Rückstandteile durch den Spalt eingedrungen, in den nach oben gerichteten Haaren

der Seitenwülste derart verfangen sind, daß kein Zweifel über die Richtung herrschen kann, aus der sie gekommen sind: nämlich von oben, aus der Presse.

4. Ich will zur Ergänzung dieser Argumentation auf einige neue Befunde bei *Palaemon* schon hier hinweisen, die späterhin ausführlich behandelt werden sollen. Bei diesen Tieren läuft die »Cardia« in ein Rohr aus, das eine ganze Strecke oberhalb und parallel des Pylorus verläuft, um hinten blind zu endigen. Dies Rohr steht nun eine ganze Strecke lang mit dem Stauraume durch einen engen Längsspalt in Verbindung, so daß beide Lumina von einander geschieden sind, etwa wie Uterus und Vas deferens bei *Helix*. Gewiß ist auch hier ein unmittelbarer Zugang vom Vorraum zum Drüsenfilter vorhanden, aber er ist außerordentlich eng und mehrfach geschützt durch Vorrichtungen, die ich ausführlich werde beschreiben müssen<sup>1</sup>. Wie dem auch sei, die Form der Verbindung zwischen Cardia und Pylorus zeigt, wie der größte Teil des Inhaltes der Cardia erst weiter hinten im Bereiche des umstrittenen Doppelspalttes in den Pylorus wird übertreten müssen, und dieser Teil ginge daher der Ausnützung verloren, wäre der Doppelspalt nicht eben ein Zugang zum Drüsenfilter. Dieses letztere unterscheidet sich sonst in nichts von demjenigen anderer Podophthalmaten.

Zum Schluß noch ein Argument: Wäre der Doppelspalt der Weg eines nach oben gerichteten Stromes, so wäre kaum einzusehen, wie bei *Squilla mantis* ein Filtrat in die Filterrinnen gelangen könnte; denn diese haben, wie oben ausgeführt, nur einen Zugang, zwischen den Lamellen, die hier an Stelle der Haarkämme treten und der darüber stehenden Filterrinne: Ein nach oben gerichteter Strom würde diese Spalten ventilartig verschließen. Genug, ich denke nach alledem wird WILLIAMS mir Recht geben, wenn ich den von der Presse zu den beiden Filterrinnen führenden Doppelspalt für den wichtigsten Zugang zum Filter erkläre.

---

<sup>1</sup> Hier nur soviel: vorab bildet sich eine paarige Rinne im Vorraum des Pylorus, durch einen besonderen Mittelwulst, besondere Seitenwülste und eigentümlich angeordnete Haare geschützt und außerordentlich eingeengt. Von diesem schwer zugänglichen Rinnenpaar erst senkt sich der eigentliche Filterraum weiter vorn in die Tiefe. Wie wenig im Verhältnis dieser Zugang für die Ausnützung der Nahrung in der Mitteldarmdrüse in Betracht kommt, können nur Abbildungen zeigen, die ich später geben werde.

## Fünfte Sitzung.

Donnerstag, den 3. Juni, 9—2 Uhr.

Die Rechnungsrevisoren Herr HAECKER (Stuttgart) und Herr MEISENHEIMER (Marburg) erklären, daß die vorgelegte Abrechnung sich in Richtigkeit befindet, worauf dem Schriftführer von der Versammlung Entlastung erteilt wird.

Vortrag des Herrn J. WILHELMI (Zürich):

### Zur Biologie der Seetricladen.

Als ich vor einigen Jahren die (nunmehr abgeschlossene) Bearbeitung der Tricladen des Golfes von Neapel übernahm, hatte ich wenig Hoffnung, durch meine Untersuchungen wesentlich Neues über die Anatomie und Histologie derselben zutage zu fördern, da bereits eine fast erschöpfende Literatur über den Aufbau des Tricladenkörpers existierte. Ich wandte daher der bisher fast unberücksichtigt gebliebenen Biologie der Seetricladen ein starkes Interesse zu. Im Zusammenhang mit den biologischen Studien erwiesen sich auch die anatomischen und histologischen Untersuchungen fruchtbarer, als ich zu hoffen gewagt hatte, indem sich für den so kompliziert aufgebauten Tricladenkörper manch neue Deutung der Organstruktur und -funktion aufdrängte.

Über einige dieser Resultate der biologischen und histologischen Untersuchungen möchte ich hier kurz berichten<sup>1</sup> und gebe zur Einführung zunächst einen Überblick über das System der Seetricladen, das zugleich eine biologische Gruppierung darstellt:

I. Fam. Procerodidae, freilebend, litoral, im groben Sand und unter Steinen.

1. Genus: *Procerodes* (*Procerodes* Gir. + *Gunda* O. Schm. + *Haga* O. Schm. + *Synhaga* Czern. + *Fovia* Gir.).

1. *Pr. lobata* O. Schm. (*G. segmentata* Lang, *Synh. auriculata* Czern.), Mittelmeer und Schwarzes Meer.

2. *Pr. ulvae* (Oe.) (*Plan. littoralis* Müll., *G. graffi* Böhmig). nordeuropäische Küste.

3. *Pr. dohrni* Wilhelmi, Mittelmeer.

4. *Pr. plebeia* (O. Schm.), Ionische Inseln.

5. *Pr. jaqueti* Böhmig (*Plan. ulvae* [Uljanin]), Schwarzes Meer.

6. *Pr. variabilis* var. *isabellina* (Böhmig), südl. Südamerika.

<sup>1</sup> Als Fortsetzung dieser Mitteilung erscheinen im Zool. Anz., Bd. XXXIV die beiden Aufsätze: »Zur Regeneration und Polypharyngie der Tricladen« und »Ernährungsweise, Gelegenheits-, Pseudo- und Dauerparasitismus bei Seetricladen«.



7. *Pr. ohlini* Bergendal, südl. Südamerika.
8. *Pr. segmentatoides* Bergendal, südl. Südamerika.
9. *Pr. macrostoma* (Darwin), Südwestküste von Südamerika.
10. *Pr. wandeli* Hallez (*Pr. gerlachei* Böhmig), Insel Wandel, Ant-  
arctis.
11. *Pr. hallexi* Böhmig, Baie du Torrent, Antarcis.
12. *Pr. wheatlandi* Gir. (*Pr. frequens* Leidy, *littoralis* [Verrill.]),  
*Neoplana ulvae* [Gir.], *Proc. segmentata* [Curtis], Ostküste  
von Nordamerika.
13. *Pr. warreni* (Gir.), (*Vortex warreni* Gir., *Fovia warreni* Gir.,  
*Fovia grisea* Gir., *Fovia affinis* var. *grisea* und var. *war-*  
*reni* Gir.).
14. *Pr. trilobata* (Stimps.) (*Fovia trilobata* Stimps.), Avatscha,  
Kamtschatka.
15. *Pr. graciliceps* (Stimps.) (*Fovia trilobata* (Stimps.), Honkong.
2. Genus: *Stummeria* Böhmig.
16. *Stumm. marginata* (Hallez) (*Pr. marginata* Hallez), Insel  
Wandel, Antarcis.
- II. Fam. Uteriporidae, freilebend, litoral, im groben Sand und  
unter Steinen.
1. Genus: *Uteriporus* Bergendal.
1. *Ut. vulgaris* Bgdl. (? *Fovia lapidaria* Mereschkowsky), Küsten  
Skandinaviens und Weisses Meer.
- III. Fam. Cercyridae, freilebend, litoral, im groben Sand und unter  
Steinen.
1. Genus: *Cercyra* O. Schmidt.
1. *Cerc. hastata* O. Schm. (*Cerc. verrucosa* Du Plessis), Mittel-  
meer.
2. *Cerc. papillosa* Uljanin, Schwarzes Meer.
2. Genus: *Cerbussowia* Wilhelmi.
1. *Cerb. cerruti* Wilhelmi, Golf von Neapel.
3. Genus: *Sabussowia* Böhmig.
1. *Sab. dioica* (Claparède), (*Planaria dioica* Clap., *Fovia affinis*  
[Gamble]), Küste der Normandie und Südenglands und der  
nördlichen Adria.
- IV. Fam. Bdellouridae, als Kommensalen auf *Limulus* lebend.
1. Genus: *Bdelloura* Leidy.
1. *Bd. candida* (Gir.), (*Vortex candida* Gir., *Bd. parasitica* Leidy,  
*Planaria angulata* Müll. [Agassiz, M. Schultze — van Be-  
neden], *Planaria limuli* v. Graff, *Bd. candida* + *rustica*  
[Verrill]), Ostküste Nordamerikas.
2. *Bd. wheeleri* Wilhelmi, Ostküste Nordamerikas.

3. *Bd. propinqua* Wheeler, Ostküste Nordamerikas.

*Bd. spec. (?candida)*, Singapore.

Unsichere Art: *Bd. rustica* Leidy, Ostküste Nordamerikas;  
wahrscheinlich keine Triclade.

2. Genus: *Syncoelidium* Wheeler.

1. *Sync. pellucidum* Wheeler, Ostküste Nordamerikas.

V. Fam. Micropharyngidae, parasitisch auf Rajiden lebend.

1. Genus: *Micropharynx* Jägerskiöld.

1. *Microph. parasitica* Jägerskiöld (*Microbothrium fragile* Olsson),  
Kattegat.

In dem Meer vorkommende Süßwassertricliden:

*Dendrocoelum brunneomarginatum* Böhmig und *brandti* (bisher  
nur im Meere [Ostsee] gefunden);

*Dendr. lacteum* Oe., *nausicaae* O. Schm., *graffi* Wilhelm;

*Planaria torva* Müll., *lugubris* O. Schm., *olivacea* O. Schm.,  
*morgani* Boring & Stevens, *maculata* Leidy, *rothi*? Braun

*Phagocata gracilis* Leidy;

*Polycelis nigra* (Müll.).

1. Vorkommen der freilebenden Seetricliden. Für den Golf von Neapel war bisher das Vorkommen von Tricliden unbekannt. Nachdem ich mein erstes Material bei Messina gesammelt hatte, wies ich im Golf von Neapel vier (bzw. fünf) Arten nach. Mit großem Vorteil wandte ich eine Ködermethode an, indem ich einen frischgetöteten Fisch am Strand in Wasserhöhe unter den groben Sand legte. Auf diese Weise gelang es mir oft, in etwa einer Stunde mehrere Tausend Exemplare zu ködern. Auch auf späteren Sammelreisen war mir diese Ködermethode sehr nützlich. Die Untersuchungen mit Modifikationen derselben (dredschen und ködern in der Tiefe) zeigten, daß die freilebenden Seetricliden hauptsächlich im groben Sand und unter Steinen des Strandes im Wasserniveau, seltener in geringer Tiefe vorkommen. Schwierigkeiten ergaben sich bei dem Sammeln an Küsten, die dem Wechsel von Ebbe und Flut ausgesetzt sind, zumal da hier der grobe Sand verhältnismäßig selten angetroffen wird. Diese ungünstigen Verhältnisse traf ich z. B. bei meinen Untersuchungen an der Ostküste Nordamerikas an, doch konnte ich auch hier, namentlich bei Ebbe, wenn gröberer Sand vorhanden war, die Ködermethode mit einigem Erfolg anwenden.

Gelegentlich konnte ich auch das Vorkommen freilebender Seetricliden in porösen Steinen feststellen. Das Vorkommen derselben auf Ulven, das von einigen Autoren angegeben worden ist, halte ich ebenfalls nur für ein gelegentliches. Es erklärt sich wohl so, daß die Tiere, die von der Brandung mit dem Geröll des Strandes ver-

menkte Ulven besetzen und so auf den Ulven wieder ins Meer von der Brandung zurückgetragen werden können. Auf den mit dem Geröll vermischten Ulven fand ich *Proc. lobata* und *dohrni* sehr häufig, auf freitreibenden Ulven jedoch nie. *Proc. (Plan.) ulvae* Oe. trägt ihren Namen gewiß zu Unrecht, da sie nach OERSTED, so häufig sie auch von späteren Autoren wiedergefunden worden ist, nicht wieder auf Ulven angetroffen wurde; auch ich fand sie nur unter Steinen des Strandes. Das Gleiche gilt für *Sab. (Plan.) dioica* Clap., für die CLAPARÈDE als Aufenthaltsort »Zosterenwiesen« angab. BÖHMIG und GAMBLE fanden sie im Sande und unter Steinen des Strandes wieder auf.

Dem Plankton dürfte keine freilebende Seetriclade angehören, doch ist ein gelegentliches Vorkommen einzelner Individuen im Plankton möglich. Nach starken Schiroccostürmen konnte ich zweimal eine Seetriclade im Plankton feststellen: 1. eine wenig mehr als 1 mm lange *Proc. lobata* und 2. eine nur 2 mm lange *Cerbusowia cerruti*. Letzteres blieb das einzige Exemplar, das mir überhaupt von dieser Art zu Gesicht kam. Da sie mir während meiner mehrjährigen Küstenuntersuchungen im Golfe vollkommen entging, wäre es möglich, daß es sich um eine in einiger Tiefe lebende Form handelt, die nur durch den Sturm an die Oberfläche kam. Ich möchte jedoch annehmen, daß diese zu den Cercyriden gehörende Art, gleich den andern Arten dieser Familie, der litoralen Fauna angehört und, vielleicht von einer entlegenen Küste des Mittelmeeres durch den Sturm in den Golf verschleppt wurde.

Über Seetricladen, die in einiger Tiefe vorkommen, liegen nur wenige Angaben vor. So wurde die im übrigen litorale *P. ulvae* (*graffi*) in der Ostsee einmal in einer Tiefe von 19 m gedredt. Ebenfalls wurden dort *Dendrocoelum brandti* Böhmig und *brunneomarginatum* Böhmig in Tiefen bis zu 40 mm gedredt. Beide Arten dürften jedoch nicht den Seetricladen zuzurechnen sein, wie auch der Autor selbst, BÖHMIG, sie in seinen Tricladida maricola nicht aufführt.

Im Brackwasser kommen Seetricladen häufig vor, speziell an den Buchten der Küsten der Ostsee *Proc. ulvae*. Diese Art läßt sich, wie HALLEZ angibt, ohne Schwierigkeit an Süßwasser anpassen, auf die Dauer hält sie sich, wie ich feststellen konnte, jedoch nicht darin.

Die Procerodiden des Golfes von Neapel konnte ich durch graduelle Verminderung des Salzgehaltes des Seewassers (fast 4%) an ein nur 0,4% salzhaltiges Wasser anpassen. Eine Anpassung an Süßwasser gelang mir jedoch nie.

Die Untersuchungen über Verbreitung und Existenzbedingungen der freilebenden Seetricladen ergeben in Summa:



Das eigentliche Element der freilebenden Seetricladen ist der grobe Sand des Strandes; erst in zweiter Linie kommt die Unterseite von Steinen des Strandes in Betracht. Mehr oder weniger abgeschlossene Meeresteile, in denen schwächere Brandung und nur geringe Ebbe und Flut existieren, bieten, da in ihnen Strandveränderungen seltener und schwächer als an Küsten des offenen Meeres sind, offenbar die günstigsten Existenzbedingungen. Ein schönes Beispiel hierfür bieten das Mittelländische und Schwarze Meer. Ich glaube kaum, daß ein andres Meer diesem abgeschlossenen Meere hinsichtlich Artenzahl (*Proc. lobata*, *dohrni*, *plebeja*, *jaqueti*, *Cerc. hastata*, *papillosa*, *Sab. dioica* *Cerb. cerruti*) und Masse des Auftretens freilebender Seetricladen gleich kommt. Das Umgekehrte, die in Summa ungünstigen Existenzbedingungen, bieten die Küsten offener Meere, an denen durch Stürme und durch Ebbe und Flut Strandveränderungen häufiger sind. Besonders nachteilig dürfte hier sein, daß bei Ebbe große Strecken der Küste bis zum Eintritt der Flut ganz austrocknen und daß grobsandige Küsten überhaupt seltener sind. Als Beispiel möchte ich hier die Ostküste Nordamerikas anführen, an der nur zwei freilebende Seetricladen-Arten vorkommen, und zwar, im Vergleich zu dem Auftreten der Seetricladen des Mittelmeeres, in nur spärlicher Zahl.

2. Körperform und Variabilität der freilebenden Seetricladen. Die freilebenden Seetricladen, die ich, wie überhaupt die Tricladen, mit Lang von den Polycladen ableite, zeigen, als Anpassung an die Lebensweise im groben Sand, eine schlanke Körperform. Sie vermögen daher im groben Sand bequem umherzugleiten und gehen, selbst wenn bewegte See den groben Sand hin- und herrollt, in gleicher Weise ihrem Nahrungsbedürfnis nach, wie Versuche mit der Ködermethode zeigten. Zur Witterung der Nahrung dienen den freilebenden Seetricladen zwei beiderseits am Kopftrand befindliche, oft tentakelartige Sinnesorgane, durch die beiderseits zwei regelmäßige, kreisförmige Strudel erzeugt werden. Auch bei Formen, die scheinbar keine Tentakel besitzen, findet sich an den entsprechenden Stellen die gleiche Strudelerzeugung durch stärkere Wimpern. Bei den paludicolen Tricladen wird an den Kopfkanten nur je ein unregelmäßiger Strudel erzeugt. Auffällig ist, daß eine tentakelartige Ausbildung dieser Sinnesorgane unter Paludicolen nur bei den in fließendem Wasser vorkommenden Arten (*Plan. alpina*, *Polycelis cornuta* usw.) angetroffen wird. Durch die geschilderte Anpassung der freilebenden Seetricladen an die Lebensweise im groben Sand werden weiterhin außer anderm folgende Erscheinungen hervorgerufen: Erstens, sehr viele Miß- und Doppelbildungen infolge von Verletzungen und zweitens eine auf der Empfindlichkeit der Tastlappen des

Kopfes beruhende starke Variabilität der Kopfformen. So lassen sich durch Zucht der Tiere (*Procerodes*) in fauligem Wasser tentakelartige Tastlappen stark reduzieren und anderseits kann man bei Individuen mit unvollkommener Kopfform die Wiedererlangung der normalen Kopfform bei geeigneter Zucht feststellen.

3. Bewegungsweise, Funktion der Haftzellen und Bedeutung des Schleims und der Rhabditen der freilebenden Seetricladien. Ich habe früher auf Beobachtungen an Süßwassertricladien hingewiesen, die dafür sprechen, daß die gleitende Lokomotion der Tricladien durch eine wellenförmige Bewegung der Bauchfläche hervorgerufen und durch die ventralen Wimpern unterstützt wird. PERAL hingegen, der die Bewegung der paludicolen Tricladien eingehend untersuchte, möchte fast ausschließlich die ventralen Wimpern als Erreger der gleitenden Bewegung aussprechen.

Für meine Deutung der gleitenden Bewegungsweise kann ich folgende neue Belege anführen:

Vermindert man durch Fütterung mit Fett vom Fisch das Gewicht der Seetricladien so, daß die Tiere das spezifische Gewicht des Wassers haben und frei im Wasser (ohne am Schleimfaden zu hängen) schweben, so sind die Tiere nicht fähig, sich durch Wimperbewegung (in sichtbarer Weise) fortzubewegen; ebensowenig gelingt es ihnen freilich in dieser Lage, eine Lokomotion durch irgendwelche Drehungen und Windungen des Körpers zu bewerkstelligen. Demnach vermögen die Wimpern der Bauchseite nur dann zu wirken, wenn sie in Verbindung mit der Bodenfläche sind. Daß die Wimpern einen Anteil an der Fortbewegung haben, steht außer Frage. Ihr Aussehen auf Schnittpräparaten spricht dafür, daß sie mehr Borsten als schlagende Wimpern darstellen und somit würde der Hauptanteil an der Lokomotion der wellenförmigen Bewegung der Bauchfläche zukommen. Hierfür spricht auch der Umstand, daß ich an Frontalschnitten häufig wellenförmig angeordnete Kontraktionen der starken Längsmuskelbündel des ventralen Teiles des Hautmuskelschlauches fand und zwar bei Vertretern verschiedener Genera. Besonders schön kommen diese Kontraktionen bei der großen auf *Limulus* lebenden *Bdelloura candida* zur Anschauung, und zwar konnte ich sie auf verschiedenen Färbmethoden sichtbar machen, z. B. bei Färbung nach HEIDENHAIN, noch deutlicher mit v. APÁTHYS Nachvergoldung. Die schönste Differenzierung ließ sich bei Doppelfärbung mit Haemalaun- (MAYER) oder Haematein I—A (v. APÁTHY) und Rubinammoniumpikrat (v. APÁTHY) erzielen, indem sich hier die kontrahierten Muskelpartien gelb und die gestreckten rot färben. Dieser Befund



scheint mir entschieden für die wellenförmige Bewegung der Bauchfläche zu sprechen, indem die Längsmuskelbündel bei den während der Gleitbewegung fixierten Tieren in ihrem Kontraktionszustande festgehalten werden.

In diesem Zusammenhang möchte ich kurz eine histologische Streitfrage streifen. Die meisten Autoren geben für die Muskelfaser der Tricladen an, daß sie im Querschnitt eine Rinden- und Markschrift erkennen lasse, doch gehen die Angaben über die Stärke der einzelnen Schichten sehr auseinander; manche Forscher streiten auch überhaupt eine Differenzierung in Rinden- und Markschrift ab. Ich konnte feststellen, daß die Fasern ein und desselben Muskelbündels im Querschnitt bald strukturlos und hell, bald mit schwacher, dunkler Markschrift, bald mit nur schmaler, heller Rindenschicht versehen, bald ganz dunkel erscheinen. Ich glaube, nicht fehl zu gehen, wenn ich diesen wechselnden Befund der Muskelstruktur auf den jeweiligen physiologischen Zustand, das heißt auf den Grad der Kontraktion des Muskels, zurückführe.

Über die Funktion der sogenannten »Klebzellen« und der Körperdrüsen, sowohl der erythrophilen wie cyanophilen, bin ich zu einer von der bisherigen Auffassung abweichenden Deutung gekommen. Die marinen Tricladen besitzen, wie die paludicolen, am Körpertrand auf der Bauchseite in einem Ring angeordnete hervorstehende Zellen, durch welche die stets erythrophilen Kantendrüsen ausmünden. Man nahm bisher an, daß der durch die sog. Klebzellen ausgeschiedene Schleim zur Anheftung des Körpers an den Boden diene, zu der die Tricladen in außerordentlichem Maße fähig sind. Ich konnte nachweisen, daß an den sog. Klebzellen der Seetricladen zahlreiche kleine Papillen sitzen, durch welche die Anheftung geschieht, und daß das Sekret nicht die Funktion des Klebens, sondern, indem es austritt, die des LöSENS der Papillen hat. Das durch die »Haftzellen« — so nenne ich die »Klebzellen« der Autoren — ausgeschiedene erythrophile Sekret hat also gerade die entgegengesetzte Funktion, nämlich die des LöSENS und Schlüpfigmachens, indem es auch bei der gleitenden Bewegung, bei der die Haftzellen des Körpertrandes als Kriechleisten dienen, ausgeschieden wird. Auch für alle übrigen erythrophilen Gebilde des Seetricladenkörpers könnte ich die gleiche Funktion des Schlüpfigmachens feststellen, und führe einige Beispiele hierfür an. 1. Außer den durch die Haftzellen ausmündenden Kantendrüsen besitzen die Seetricladen auch noch frei an der Körperoberfläche ausmündende erythrophile Drüsen. Bei *Bdelloura candida*, einer der Rhabditen entbehrenden Art, konnte ich die direkte Kommunikation dieser Drüsen mit den Kantendrüsen feststellen, woraus die



physiologische Gleichwertigkeit derselben hervorgeht. 2. Die Rhabditen, auf deren Funktion ich noch näher eingehen werde, treten auf Druck, um den Körper vor Schädigung zu bewahren, aus dem Epithel heraus und zerfallen bei weiterem geringem Druck zu einem glättenden Schleim, der sich färberisch nicht von dem der erythrophilen Körper- und Kantendrüsen unterscheidet. 3. Daß der bei der Begattung reichlich ausgeschiedene, durchaus erythrophile Schleim der Penis- und Vaginaldrüsen als Prostatasekret und Vaginalschleim die Funktion des Schlüpfigmachens hat, dürfte wohl außer Frage stehen.

Eine gewisse Kondensität des erythrophilen Schleimes ist natürlich nicht zu leugnen. Sie dürfte z. B. beim Gleiten der Seetricladen an der Wasseroberfläche zur Adhäsion des Körpers ausreichend sein.

Außer den erythrophilen Drüsen münden auf der Körperoberfläche und besonders auf dem Pharynx cyanophile Drüsen aus. Eine Deutung dieser cyanophilen Körperdrüsen ist bisher nicht versucht worden. Soweit sie im Pharynx liegen, faßte man sie als Speicheldrüsen auf, gewiß zu Unrecht, denn als solche kämen sie nur in Betracht, wenn sie in das Pharynxlumen mündeten, während sie in Wirklichkeit fast ausschließlich auf der Pharynxoberfläche münden. Die Beobachtung, daß die Cilien des Körperepithels sich auf Schnitten stets blau färben, brachte mich auf den Gedanken, daß das Sekret cyanophiler Drüsen den Zweck habe, die Wimpern gegen die Verschleimung durch erythrophiles Sekret zu schützen. Dafür scheint mir außer dem färberischen Verhalten der Cilien der Umstand zu sprechen, daß die cyanophilen Drüsen am stärksten hinter dem breiten Teil des Haftzellenringes der unteren Kopfseite, ferner häufig gerade zwischen den Haftzellen selbst ausmünden und vom Vorderende des Tieres nach dem Hinterende zu in abnehmender Zahl auf der Bauchseite vorhanden sind. So dürfte auch die Bewimperung des Pharynx durch die zahlreichen cyanophilen Drüsen der Gefahr, bei der Hervorstreckung des Pharynx durch die erythrophilen Drüsen des Mundes verschleimt zu werden, enthoben sein. Die cyanophilen Drüsen liefern also offenbar ein zum Geschmeidigmachen der Wimpern und gewissermaßen zur Neutralisierung des erythrophilen Schleimes dienendes Sekret. Selbst für die Erhärtung erythrophilen Schleimes zu Rhabditen in den Rhabditenbildungszellen und zur Kokonkapsel in der Penishöhle, sowie bei der Auflösung der ja nur äußerlich erhärteten Rhabditen, sobald sie aus dem Epithel herausgetreten sind, dürfte das Vorhandensein bzw. Fehlen cyanophiler Drüsensekretes ein bestimmender Faktor sein.

Außer der gleitenden Bewegungsweise zeigen die Seetricladen auch

noch die spannende. Diese besteht darin, daß die Tiere, mit den Haftzellen des Hinterendes angeheftet, den Körper lang ausstrecken, das vorgestreckte Körperende dann anheften und den Körper unter Verkürzung und Verbreiterung nachziehen. Auch für diese ist die vorher besprochene alte Deutung des Schleimes als eines Haftmittels eine weniger plausible Erklärung als die Haftfunktion der Papillen der gerade am Vorder- und Hinterende so zahlreichen Haftzellen. Die spannende Bewegung wird von allen Arten nur auf Reiz, z. B. auf Verstärkung der Lichtintensität, oder auf mechanischen Reiz hin ausgeführt werden. Für die einzelnen Arten ist die Häufigkeit der Spannbewegung recht verschieden. Der Zweck derselben kann nur der sein, einer Reizeinwirkung möglichst schnell zu entfliehen; zugleich stellt die spannende Bewegung, bei der die Anheftung an den Boden eine äußerst kräftige ist, eine Sicherheitsmaßregel dar.

Als anormal ist eine gelegentlich zu beobachtende Bewegungsweise zu bezeichnen, die darin besteht, daß der Körper in starrer Haltung nur mit dem Hinterende aufliegend, langsam vorwärts gleitet (*Cercyra*). Sie wird auch bei dekapitierten Individuen beobachtet (*Procerodes*). Schließlich ist noch einer bei Cercyriden und Bdellouriden beobachteten schlagenden Körperbewegung Erwähnung zu tun. Sie stellt offenbar eine unvollkommene Schwimmbewegung dar, die von der Schwimmbewegung der Polycladen abzuleiten ist.

Von den zahlreichen Deutungen, welche für die Rhabditen versucht worden sind, haben viele etwas Zutreffendes an sich. Die meisten Forscher sind geneigt, die Rhabditen als Angriffs- und Schutzorgane aufzufassen. Auf die erstere unzutreffende Deutung komme ich noch zurück. Die letztere Ansicht halte ich für zutreffend, doch möchte ich nicht mit CHICHKOFF annehmen, daß sie dem Körper eine gewisse Widerstandsfähigkeit verleihen, sondern teile MICOLETZKYS Ansicht, auf die ich unten noch zurückkommen werde, daß sie, ausgestoßen, den Körper mit einer schützenden Schleimhülle umgeben. Zahlreiche Deutungsversuche anderer Autoren erscheinen mir jedoch haltlos. So fungieren die Rhabditen (entgegen SCHNEIDER und JENSEN) bei der Begattung nicht als Reizorgane, wie ich durch Untersuchung an lebenden und fixierten kopulierenden Individuen feststellen konnte; im übrigen finden sie sich gerade um den Genitalporus herum noch spärlicher als im übrigen ventralen Epithel. Auch als Tastorgane sind sie (entgegen SCHULTZE und v. GRAFF) nicht aufzufassen, da sie gerade an den eigentlichen Tastorganen, den Tastlappen, ganz oder fast ganz fehlen, und da außerdem ventral und dorsal zahlreiche besondere Sinneszellen vorhanden sind. Auch die Ansicht (WENDT, WOODWORTH), daß sie als eine Art Waffen zum

Beutefang dienen, ist zum wenigsten für die Seetricladen unhaltbar, da die Ernährung derselben eine ganz andre ist als die von den genannten Autoren angenommene. Die Ansicht (v. KENNEL, BÖHMIG, v. HOFSTEN), daß die Rhabditen indirekt (nach Zerfall) als Schleim zu Beutefang dienen, ist aus gleichem Grunde unzutreffend. Auch für die Annahme (BÖHMIG), daß die Rhabditen giftige Eigenschaften haben könnten, ließen sich keine Anhaltspunkte gewinnen, vielmehr wurden Seetricladen von den verschiedensten Tieren verzehrt, ohne diese zu schädigen. Ich kam zu folgendem Resultat: Die Rhabditen sitzen bei freilebenden Seetricladen im Körperepithel (dorsal zahlreich, ventral spärlicher) und zwar unter einer Cuticula. Wird dieselbe durch Druck verletzt, so treten Rhabditen heraus und zerfallen auf weiteren geringen Druck zu einem sich ganz gleich dem erythrophilen Körpersekret färbenden Schleim. Ich halte daher die Rhabditen lediglich für Schutzorgane, die zur Erhaltung des Epithels auf Druck aus diesem heraustreten und auf neuen Druck hin zu einem glättenden Schleim zerfallen und so den Körper vor weiterer Schädigung bewahren.

4. Der negative Heliotropismus. Gleich den Paludicolen sind alle freilebenden Maricolen negativ heliotrop. LOEBS Auffassung, daß hier nur eine Unterschiedempfindlichkeit und kein negativer Heliotropismus besteht, kann ich nicht teilen, da sich experimentell hierfür keine Belege im Sinne LOEBS erbringen ließen. LOEBS Behauptung, daß hier von einer Orientierung durch das Licht keine Rede sein könne, und daß die Erhöhung der Lichtintensität nur einen Bewegungsdrang hervorrufe, trifft nicht zu. Eine Orientierung fehlt nur bei diffusem Licht und bei Erhöhung der Lichtintensität zeigten die Tiere (*Procerodes*) ein Verhalten, das ganz im Sinne LOEBS als wirklicher »negativer Heliotropismus« zu bezeichnen ist.

Während bei dekapitierten pigmentierten Paludicolen Phototaxis festgestellt worden ist, konnte ich eine solche bei dekapitierten pigmentierten Maricolen nicht beobachten; die Ursache ist vielleicht in der bedeutend schwächeren Pigmentierung der Letzteren zu sehen.

5. Parasiten und Feinde. Von SCHULTZE wurde zuerst ein in *Proc. ulvae* parasitierendes Infusor, *Hoplitophrya* (*Opalina*) *uncinata* beschrieben. Auch von ULJANIN wurde dasselbe in einer Seetriclade des Schwarzen Meeres (aller Wahrscheinlichkeit nach *Proc. lobata*, von ULJANIN irrtümlich als *Proc. ulvae* bezeichnet) nachgewiesen. Ich fand dieses Infusor in außerordentlichen Mengen in *Proc. lobata* (aus dem Mittelländischen und Schwarzen Meere), ferner in *Proc. dohrni* (selten), *ulvae*, *wheatlandi*, *warreni* und in *Uterip. vulgaris*.



Zumeist finden sich die Infusorien in der Pharynxhöhle, seltener in den Darmdivertikeln. Irgend einen schädlichen Einfluß derselben auf ihren Wirt konnte ich nicht feststellen. Diese endoparasitischen Infusorien sind zweifellos mit GIRARDS »Larven« der vermeintlich lebendig-gebärenden *Proc. (Fovia) warreni* identisch, wie ich bereits früher (Biol. Bull. 08 Vol. 15) gezeigt habe.

Als Ektoparasiten beobachtete ich nur einmal eine Anzahl Tetrabothrien, die sich an *Proc. lobata* anhefteten. Es dürfte sich hier nur um einen Gelegenheitsparasitismus handeln.

Feinde scheinen die Seetricladien nur wenig zu besitzen. Ich bemerkte nie, daß sie unter den mit ihnen der litoralen Sandfauna angehörenden Tieren (Amphi- und Isopoden, Anneliden, Nemertinen usw.) zu leiden hatten. Von Fischen werden die Seetricladien als Nahrung angenommen. Seetricladien, die ich in sandfreien Becken mit Fischen (z. B. *Julis*, *Anguilla* juv. u. a.) zusammenhielt, wurden stets in ziemlich kurzer Zeit aufgezehrt. In Natura, im groben Sande, dürften sie jedoch dieser Gefahr kaum ausgesetzt sein.

Größere Seetricladien fallen vielleicht gelegentlich litoralen Krustaceen, speziell kleineren Krabben, zum Opfer. Ich beobachtete, wie eine hungernde Krabbe ein mittelgroßes *Thysanoxoon brocchi* verzehrte, wobei ihm die Zerpupfung des schleimigen Turbellarienkörpers nicht geringe Mühe verursachte.

Erwähnung ist hier schließlich auch noch des gelegentlich vorkommenden Kannibalismus zu tun.

6. Die Befruchtung der freilebenden Seetricladien. Die Befruchtung wird bei den freilebenden Seetricladien auf drei verschiedene Weisen bewerkstelligt.

Kopulation beobachtete ich nur bei den Procerodiden. Sie ist eine wechselseitige und geschieht in der Weise, daß ein Tier die Unterseite eines andern gewinnt, woraufhin unter starker Verbreiterung der beiden hinteren Körperdrittel dann die Penes kreuzweise eingeführt (*Proc. lobata*) werden. Auch können Tiere, in entgegengesetzter Richtung sitzend, mit aneinandergelegten Hinterenden eine langdauernde Kopulation ausführen (*Proc. dohrni*). Der Umstand, daß die Kopulation eine wechselseitige ist, erklärt die Asymmetrie des Kopulationsapparates.

Hypodermale Imprägnation des Sperma findet sich bei den Cercyriden. Schon BÖHMIG folgerte diese Befruchtungsart aus dem Befund von Sperma im Parenchym. Ich kann diesen BÖHMIGschen Befund bestätigen und dahin erweitern, daß ich an Schnittpräparaten von *Sab. dioica* bei Verletzung der Epidermis das direkt in die Wunde eingespritzte Sperma und seine bereits begonnene Wanderung in den

Maschen des Parenchyms feststellen konnte. Bei den Cercyriden, von denen *Cercyra* und *Cerbussowia* einen mit Stilet versehenen Penis und *Sabussowia* einen zugespitzten Penis besitzen, findet demnach die Befruchtung nach dem zuerst von LANG für einige Polycladen beschriebenen Modus statt, daß der Penis in das Gewebe eines andern Individuums gestoßen und der Samen direkt in die Wunde entleert wird.

Selbstbefruchtung, die schon von SEKERA bei Rhabdocoden beobachtet worden ist, glaube ich bei freilebenden Seetricladien festgestellt zu haben. Sehr häufig beobachtete ich Tiere (*Proc. lobata*), die das Hinterende in eigenartiger Weise ventral umgeschlagen trugen. Bei dieser Körperhaltung wird der Vaginalovidukt so zum Penis gerichtet, daß er bei Erektion direkt in diese eintreten muß. Obwohl ich den Vorgang der Selbstbefruchtung selbst nicht beobachten konnte, so glaube ich doch experimentell denselben bewiesen zu haben. Ich trennte Individuen von *Proc. lobata* das Hinterende samt Kopulationsapparat ab, züchtete sie separiert groß und konnte nach mehreren Monaten Kokonablage feststellen.

Für die übrigen Seetricladien sind durch den Bau des Kopulationsapparates die Bedingungen der Selbstbefruchtung gegeben, und zwar so, daß meist es noch nicht einmal einer Umschlagung des Hinterendes bedarf.

7. Die Kokonablage der freilebenden Seetricladien. Die Fortpflanzung scheint stets durch Kokonablage vor sich zu gehen. Beobachtet wurde die Kokonablage bis jetzt bei den meisten Procerodiden und Cercyriden. Auf GIRARDS irrige Angabe, daß *Proc. warreni* lebendig-gebärend sei, habe ich vorher bereits hingewiesen. Form und Farbe der Kokons sind die gleichen wie bei den Paludicolen. Es finden sich kugelige, ovale, bräunliche Kokons mit oder ohne Stiel. Die Größe der Kokons schwankt zwischen 0,4—1,5 mm Durchmesser und ist auch bei ein und derselben Art variabel.

Für *Cercyra* brachte BÖHMIG den Nachweis, daß die Kokonbildung in der Penishöhle vor sich geht. Für *Procerodes* nahm man die Bildung im sog. »Uterus« an. Ich konnte auch für dieses Genus den Nachweis bringen, daß die Kokonbildung in der Penishöhle stattfindet. Die Bezeichnung »Uterus« für das Receptaculum seminis muß also in Wegfall kommen, da auch bei *Uteriporus* die Entstehung der Kokons in der Penishöhle außer Frage stehen dürfte (vgl. auch Bdellouriden). Auf die mutmaßliche Ursache der Erhärtung des Schalendrüsensekretes wies ich bereits bei der Besprechung der Funktion des Schleimsekretes des Seetricladienkörpers hin. In natura

werden die Kokons an die Unterseite von Steinen, an abgestorbene Muscheln (*Mytilus*) usw. abgesetzt.

Die Zeit der Ablage ist für die Arten verschieden, doch scheinen hauptsächlich die Frühjahrsmonate in Betracht zu kommen; einige Procerodiden des Mittelmeeres scheinen das ganze Jahr über Kokons abzusetzen. Die Zahl der ausschlüpfenden Embryonen (Procerodiden des Golfes) beträgt 2—3 (selten 1) und die Entwicklung dauert vier Wochen und mehr.

8. Die Bdellouriden, als Kommensalen auf *Limulus* lebend. Diese bisher als Parasiten von *Limulus* bezeichneten Seetricladen sind lediglich Kommensalen, indem sie sich mit dem Nahrungsabfall ihres Wirtes begnügen. Ihre Bewegungsweise ist die gleiche wie bei den freilebenden Seetricladen. Da das Schutzbedürfnis den Bdellouriden fehlt, so sind die Rhabditen bei ihnen geschwunden; nur bei *Bdell. propinqua* finden wir noch sehr kleine Rhabditen. Auch der negative Heliotropismus ist durch die Anpassung an die Lebensweise von *Limulus* unterdrückt worden.

Die Übertragung der Bdellouriden auf die Limuliden kann nur bei der Begattung letzterer erfolgen. Ihre Fortpflanzung erfolgt durch Kokonablage. Bei *Syncoel. pellucidum* findet die Kokonbildung, wie bei den freilebenden Seetricladen, in der Penishöhle statt, und der gleiche Vorgang darf wohl für die übrigen Bdellouriden angenommen werden. Auffällig erscheint, daß die Kokons der einzelnen Arten mit ziemlicher Regelmäßigkeit an ganz bestimmte Teile der Kiemenblätter des *Limulus* abgesetzt werden. Die Formen der Kokons sind recht abweichend von denen der freilebenden Seetricladen. Alle Kokons sind von bräunlicher Farbe, transparent und gestielt. Ihre Form ist ellipsoid, oval oder oblong. Die der größten Art (*Bdell. candida*) erreichen bis 4 mm, die der kleinsten (*Syncoel. pellucidum*) etwa 0,75 mm Länge. Häufig sind die Kokons am Rande mit fest-sitzenden Protozoen bewachsen. Die Kokonablage findet in den Hochsommermonaten statt.

9. Micropharyngiden, auf Rajiden parasitierend<sup>1</sup>. Die einzige bisher bekannt gewordene Art, *Micropharynx parasitica*, lebt nach JÄGERSKIÖLD auf *Raja batis* und *clavata*. Sie weist einen blattförmigen, augenlosen Körper auf, dessen Darm dem der Polycladen ähnlich ist. Rhabditen sind vorhanden. Leider liegen für diese Art keine näheren Angaben über die Lebensweise vor.

10. Biologisches zur Phylogenese. Mit LANG leite ich die

<sup>1</sup> Vgl. Ernährungsweise, Pseudo-, Gelegenheits- und Dauerparasitismus bei Seetricladen. Zool. Anz. 1909. XXXIV. Bd.



Tricladen von den Polycladen ab. Einige biologische Momente, die nur für diese phylogenetische Ableitung zu sprechen scheinen, möchte ich hier kurz anführen.

Hinsichtlich der Körperform finden sich Übergänge zwischen Poly- und Tricladen. Die auf Steinen lebenden und freischwimmenden Polycladen (z. B. *Thysanoxoon*, *Jungia* u. a.) weisen eine beträchtliche Körperbreite auf. Polycladen, die mehr im groben Sande vorkommen, zeigen eine bedeutend schmalere Körperform und vermögen nicht mehr frei zu schwimmen (z. B. *Leptoplana*); eine ganz außerordentlich schmale und des freien Schwimmens unfähige Polyclade lernte ich in einer (noch unbeschriebenen) *Cestoplana*-Art, die in ziemlich feinem Sand im Golf von Neapel vorkommt, kennen. Zur Entstehung der Seetricladen aus polycladenähnlichen Stammformen scheint mir als rein biologisches Moment die Anpassung an das Leben im Sand die Ursache zu sein, in dem Hand in Hand mit der Veränderung der Lebens- und speziell Bewegungsweise die Streckung des Körpers und teilweise Segmentierung der inneren Organe vor sich ging.

Bei der des freien Schwimmens nicht mehr fähigen Polyclade *Leptoplana* beobachtete ich schlagende Körperbewegungen, die an die wirkliche Schwimmbewegung mancher Polycladen erinnern und nur als Schwimmversuche gedeutet werden können. Auffallend erscheint mir nun der Umstand, daß sich die gleichen Erscheinungen auch bei einigen Tricladen zeigen. So konnte ich bei Bdellouriden und Cercyriden (*C. hastata*) feststellen, daß sie die gleiche schlagende Bewegungsweise wie *Leptoplana* auf Reiz hin ausführen. Wir sehen also, daß die Übergänge, die sich zwischen Körperform und Bewegungsweise der Poly- und Tricladen finden, lediglich Anpassungserscheinungen darstellen. Bei der zum Dauerparasitismus übergegangenen Triclade *Micropharynx* finden wir anderseits wiederum die Rückkehr zur breiten Körperform der Polycladen und einen Darmbau, der sich wieder sehr dem der Polycladen nähert. Auch die bei manchen Tricladenarten mehr oder weniger deutliche Segmentierung einzelner Organsysteme (Darm, Hodenanordnung, Exkretionsapparat, Nervensystem) läßt sich gemeinsam mit der Körperstreckung als Anpassung an die Lebensweise im groben Sand (Gleitbewegung) erklären. Als Beispiel hierfür möchte ich nur das Nervensystem erwähnen. Bei den Polycladen mit breiter Körperform gehen vom Gehirn mehrere stärkere Nerven in strahliger Anordnung aus und ermöglichen offenbar die zum Schwimmen notwendige undulierende Bewegung der seitlichen Körperränder. Bei den Tricladen hingegen gehen vom Gehirn nach hinten nur zwei starke ventrale Längsnerven aus, die zahlreiche segmental angeordnete Querkommissuren aufweisen.

Offenbar hat Hand in Hand mit der Streckung der Körperform als Anpassung an die Bewegungsweise auch die Verschmelzung der bei Polycladen vom Gehirn noch divergierend ausgehenden ventralen Nerven zu einem Paar kräftiger ventraler Längsnerven stattgefunden. Bei den paludicolen Tricladen hat man auch die Zusammensetzung der ventralen Längsnerven aus mehreren Strängen erkannt und auch an den Längsnerven von *Bdelloura* konnte ich diese Zusammensetzung, ebenso bei den übrigen Seetricladen, Spuren derselben nachweisen. Ein schönes Beispiel für die Wandelbarkeit des Nervensystems bieten auch die acoelen Turbellarien, die wieder eine Teilung der ventralen Längsnerven in mehrere Äste aufweisen. Eigenartig muß es erscheinen, daß gerade die kriechenden Formen (*Convoluta*, *Amphichoerus*) unter ihnen (im Gegensatz zu den freischwimmenden<sup>1</sup>), wie v. GRAFF zeigte, eine »auffällige Verstärkung« der medialen Längsnerven aufweisen.

---

Herr V. H. LANGHANS (Prag):

#### Über experimentelle Untersuchungen zu Fragen der Fortpflanzung, Variation und Vererbung bei Daphniden.

Wenn man das Plankton irgend eines Teiches oder Sees durch längere Zeit in regelmäßigen Intervallen quantitativ untersucht, kann man beobachten, daß die Individuenmenge jeder einzelnen Spezies zu gewissen Zeiten stark anwächst, ein bestimmtes Maximum erreicht, um endlich wieder, gewöhnlich ziemlich rasch, abzunehmen und zu einem Minimum (oder zum gänzlichen Verschwinden der Art aus dem Plankton) herabzusinken; das geschieht bei den verschiedenen Planktonspezies ein- bis zweimal im Jahre, seltener noch öfter. Der Eintritt des Maximums wiederholt sich für jede Spezies alljährlich fast genau zur selben Zeit. Die Zahl der jährlichen Maxima ist gewöhnlich für die Spezies, stets für die betreffende Population der Spezies konstant.

Bei jenen meisten Cladoceren und bei vielen andern Zooplanktonten, die einen Generationszyklus haben, d. h. in periodischer Aufeinanderfolge bald parthenogenetische Subitaneier, bald befruchtete Dauereier produzieren, fällt die Geschlechtsperiode (das Auftreten der Männchen und die Bildung der Dauereier) mit dem jeweiligen Maximum zusammen, gewöhnlich an das Ende der Maximumperiode.

---

<sup>1</sup> Mit der Schwimmbewegung der Polycladen hat die mancher Rhabdo- und Acoelen nichts gemein, indem sie lediglich durch das Schlagen der Wimpern hervorgerufen wird.

Bei den Cladoceren, die zwei Maxima haben, tritt das erste Maximum zu Beginn des Sommers ein. Auf der Höhe des Maximums werden Dauereier gebildet, worauf die Individuenzahl sehr rasch abnimmt. Das zweite Maximum fällt in den Herbst oder Winteranfang und endet wieder mit Dauereibildung. Monozyklische Arten haben ihr Maximum gewöhnlich im Hochsommer. Wenn mono- und dizeyklische Arten in einem Teich oder See nebeneinander vorkommen, fällt das Maximum der monozyklischen Art meist in die Zeit zwischen den beiden Maxima der dizeyklischen Art.

Das rasche Anwachsen der Individuenzahl einer Spezies zu Beginn des Sommers ist in der Regel leicht durch die Zunahme der geeigneten Nahrung, das Steigen der Wassertemperatur und andre günstige Umstände zu erklären. Weniger einfach ist die Erklärung der plötzlichen Abnahme nach dem Maximum. Wo Dauereibildung am Ende des Maximums eintritt, könnte die Abnahme der Individuen auf die geringere Eiproduktion und die Ruheperiode, welche die Dauereier brauchen, zurückgeführt werden. Diese Erklärung kann jedoch keine allgemeine Giltigkeit haben, da einerseits nicht immer Dauereibildung eintritt, anderseits erfahrungsgemäß die Weibchen nach Abwurf des Ephippiums imstande sind, sofort wieder Subitan-eier in großer Menge zu produzieren.

Verschiedene andre Faktoren könnten noch zur Erklärung herangezogen werden.

So könnte eine Abnahme der als Nahrung dienenden Algen die rasche Verminderung der Individuenzahl durch Nahrungsmangel verursachen, wenn etwa die Vernichtung der Algen durch die große Zahl der Cladoceren schneller vor sich ginge, als die eigene Vermehrung der Algen, oder auch wenn die Temperaturverhältnisse im See der weiteren Vermehrung der betreffenden Algenpezies eine Grenze setzen.

Zu hohe oder zu tiefe Temperaturen könnten auch direkt hemmend auf die Entwicklung der Cladoceren selbst einwirken.

Schließlich könnte auch eine zu starke Zunahme der Feinde der Cladoceren zu ihrer Vernichtung führen.

Veränderungen im Gasgehalt des Wassers, wie etwa Sauerstoffmangel oder Kohlensäureanreicherung können in der Regel nicht in Betracht kommen, da meist gleichzeitig mit der Abnahme der einen Art andre, die ebensoviel Sauerstoff brauchen, im Zunehmen begriffen sind.

Alle diese Faktoren sind schon für die periodisch wiederkehrende Abnahme der Individuenzahl im Plankton verantwortlich gemacht worden. Sie mögen auch in vielen Fällen an dem Zustandekommen der Erscheinung beteiligt sein.



Wenn man jedoch die zahlreichen bisher erschienenen Planktonuntersuchungen, besonders jene, die sich auf längere Zeiträume erstrecken, aufmerksam von diesem Gesichtspunkte aus prüft, so kommt man bald zu der Erkenntnis, daß die genannten Faktoren nicht immer vorhanden und daher nicht geeignet sind, die Regelmäßigkeit der Erscheinung der Periodizität zu erklären.

Die Temperaturschwankungen fallen höchst selten mit den Schwankungen der Individuenmenge der Planktontiere so genau zusammen, daß sich eine Beziehung zwischen beiden erkennen ließe. Speziell zur Zeit des Abnehmens des ersten Sommermaximums der dzyklischen Arten kann man gleichzeitig ebenso oft ein Zunehmen wie ein Abnehmen der Wassertemperatur beobachten. Andererseits kann man häufig sehen, daß die Tiere abnehmen, während die Menge der Algen, von denen sie leben, noch im Anwachsen begriffen ist.

Nicht minder häufig besteht auch keinerlei Übereinstimmung zwischen der Abnahme einer Art und der Zunahme ihrer Feinde.

In vielen Fällen fehlen alle die genannten Faktoren, sodaß man gezwungen ist, eine andre, allgemeinere und stets vorhandene Ursache zu suchen.

Eine solche Ursache könnte in chemischen Veränderungen des Wassers liegen, die durch die betreffenden Arten selbst hervorgerufen würden und spezifisch wirken müßten, da sie gleichzeitig die Vermehrung anderer Spezies nicht hindern dürften.

Ein Versuch, derartige chemische Veränderungen im freien Wasser selbst zu beobachten, wäre aussichtslos, da die Methoden der Chemie noch nicht weit genug ausgebildet sind, um solche Veränderungen durch Analyse des Wassers festzustellen.

Hier mußte das Experiment eingreifen.

Als Objekte für die experimentelle Untersuchung wählte ich vier verschiedene Arten aus dem Genus *Daphnia*: drei Tümpelbewohner (*Daphnia magna* STRAUS, *D. pulex* (DE GEER) und *D. obtusa* KURZ) und eine limnetische Art (*D. longispina* O. FR. MÜLLER). Alle vier Arten lassen sich leicht in kleinen Gefäßen züchten. Als Kulturgefäße wurden kleine flache Schalen von 10 cm Durchmesser und 5 cm Höhe (sogenannte Vogelschalen) gewählt. Als Futter verwendete ich in allen Fällen *Scenedesmus acutus*, eine kleine vierzellige Alge, die in Prag jederzeit aus dem Wasser der städtischen Wasserleitung in nahezu reiner Spezieszucht und in genügend großen Mengen zu erhalten ist.

Um den Einfluß von Veränderungen im Gasgehalt des Wassers auszuschalten, wurden alle Kulturgefäße mit einer so großen Menge

von *Scenedesmus* beschickt, daß der Gaswechsel der Daphnien im Vergleich mit dem der Algen vernachlässigt werden konnte. Ebenso war durch die große Menge der Algen einem eventuellen Nahrungsmangel bei stärkerem Besatz des Gefäßes mit Daphnien wirksam vorgebeugt.

Wenn man in ein derartig vorbereitetes Kulturgefäß eine oder mehrere frisch gefangene Daphnien einsetzt, so kann man zunächst eine rasche Vermehrung derselben beobachten. Nach einiger Zeit hört sie auf. Wenn nun dafür gesorgt wird, daß stets genug Nahrung vorhanden ist und daß der Verdunstungsverlust an Wasser ersetzt wird, so kann man sehen, daß die Zahl der Tiere, die sich anfangs rasch vermehrt hatten, bald wieder bedeutend abnimmt, bis nur ganz wenige übrigbleiben. Dieser Endzustand kann nun ohne Störung von außen durch Monate konstant bleiben. Nimmt man in dieser Zeit einige Individuen fort, so findet wieder Vermehrung statt; setzt man einige neue hinzu, so gehen so viele zugrunde, bis die konstante Zahl wieder hergestellt ist.

Diese Erscheinung kann, da Temperatur des Wassers, Nahrungsmenge und Gasgehalt nachweisbar konstant blieben, nur dadurch zustande kommen, daß die Tiere selbst durch ihre Stoffwechselprodukte eine chemische Veränderung des Wassers herbeiführen, die in gewisser Konzentration ihre Vermehrung hemmt, in zu starker die Tiere tötet, also jedenfalls schädigend auf sie einwirkt. Daß die Stoffwechselprodukte selbst und nicht etwa Bakterien, die sich entwickeln und von den Stoffwechselprodukten nahren, die Ursache sind, wird dadurch ziemlich gewiß, daß die Wirkung eine spezifische ist, d. h. nur die Spezies betrifft, von der die Stoffwechselprodukte herrühren. Auf diese Spezifität der Wirkung werde ich später noch zurückkommen.

Um die Untersuchung nicht allzusehr zu komplizieren, habe ich zunächst auf die chemische Prüfung der Stoffwechselprodukte verzichtet und beschränke mich auf die Erforschung ihrer biologischen Wirkungen, wobei ich vorläufig die Gesamtheit der im Wasser löslichen Stoffwechselprodukte — abgesehen vom Gaswechsel — als eine Einheit betrachte.

Die erste Wirkung, welche deutlich hervortritt, ist der Einfluß auf das Wachstum des Individuums.

Wenn man ein neugeborenes *Daphnia magna*-Weibchen sofort nach dem Verlassen des mütterlichen Brutraumes isoliert und mit reichlichem Futter versieht, wächst es außerordentlich schnell heran und trägt bereits nach 5–6 Tagen eine Anzahl von Eiern in seinem eigenen Brutraum. Nach weiteren zwei Tagen haben sich

diese Eier entwickelt und die Jungen werden abgesetzt. Wird weiterhin das Muttertier nach jedem Wurf in eine frische Kulturschale übertragen, so kann man in den günstigsten Fällen jeden dritten Tag einen neuen Wurf erzielen, wobei die Zahl der Jungen, die beim ersten Wurf schon 12—16 betragen kann, stetig bis zu 60 und mehr sich steigert<sup>1</sup>.

Wenn man von jedem Wurf ein Junges isoliert und weiterhin so wie das Muttertier behandelt, kann man unter der Annahme, daß alle gleichaltrigen Tiere sich unter gleichen Umständen gleich verhalten, nach einem Monat von einem Tiere eine berechnete Nachkommenschaft von ca. 30 Millionen erhalten.

Derartige Versuche habe ich sowohl mit *D. magna*, als auch mit *D. pulex* und *D. obtusa* wiederholt angestellt. Die letzten Arten gaben etwas geringere Zahlen.

Das erste Muttertier wurde jedesmal aus einem frischen Wurf entnommen. Seine Geschwister wurden in dem Kulturgefäße, in dem sie geboren waren, beisammen gelassen. Auch hier wurde dafür gesorgt, daß stets genug Futter und Wasser vorhanden war, doch wurde das Wasser nicht erneuert.

Während nun das isolierte Tier sich in der oben erwähnten Weise rasch vermehrte, wuchsen die Geschwister nur äußerst langsam heran. Wenn es sehr viele waren, (manchmal 50) so gingen bald einige zugrunde. Die überlebenden kamen entweder garnicht oder erst sehr spät zur Eiablage. Dabei produzierten sie sowohl beim ersten Wurf, als auch bei späteren Würfen selten mehr als ein Ei, nie mehr als 3—4, daneben manchmal ein oder zwei Abortiveier. Es war beim Vergleich zahlreicher Versuche mit einer verschiedenen Anzahl von Tieren deutlich zu sehen, daß die Tiere um so langsamer heranwuchsen, je mehr Individuen in der gleichen Wassermenge vereinigt waren. Die Schnelligkeit des Wachstums war stets umgekehrt proportioniert der Zahl der beisammengehaltenen Tiere.

Da alle andern Faktoren, auch die Einwirkung von Bakterien<sup>2</sup>, ausgeschlossen werden konnten, muß diese Hemmung des Wachstums auf die Wirkung der eigenen Stoffwechselprodukte der Tiere zurückgeführt werden.

Außer der Wachstumshemmung zeigte sich auch ein Einfluß auf die Menge der produzierten Eier.

<sup>1</sup> Von einem frisch eingefangenen, bereits erwachsenen Weibchen von *D. magna* erhielt ich nach fünf Tagen von zwei Würfen 186 Junge, also mindestens 93 auf einen Wurf.

<sup>2</sup> Die eventuelle Bakterienwirkung konnte durch die in späteren Versuchen nachgewiesene Spezifität der Erscheinung ausgeschlossen werden.



Ich habe schon erwähnt, daß die isolierten Tiere von *Daphnia magna* schon beim ersten Wurf 12—16 Junge absetzten und daß Tiere, die beisammengelassen wurden, beim ersten Wurf höchstens 4 Eier zur Entwicklung brachten. Dasselbe war bei *D. pulex* und *D. obtusa* zu beobachten<sup>1</sup>.

Auch bei erwachsenen Tieren, die schon größere Mengen von Jungen auf einmal abgesetzt hatten, zeigte sich dieselbe Wirkung der Stoffwechselprodukte, wenn man die Tiere nicht isolierte, sondern mit ihren Jungen in einem Kulturgefäß beisammen ließ. Der nächstfolgende Wurf war meistens noch zahlreich, da die Eier desselben im Ovarium bereits vorgebildet waren, ehe noch der vorhergehende Wurf abgesetzt war, also noch vor der Einwirkung der Stoffwechselprodukte. Die folgenden Würfe nahmen rasch an Jungenzahl ab und verspäteten sich beträchtlich. Der vierte Eisatz enthielt meist nur noch 2—3 Eier. Nachher blieben die Tiere fast immer steril oder produzierten nur in großen Intervallen ein einzelnes Ei, das oft abortierte. Wurden die Tiere in diesem Zustande in frisches Wasser übertragen, so erholten sie sich rasch, die Eiproduktion setzte wieder ein und stieg wieder von Wurf zu Wurf.

Daraus geht hervor, daß die eigenen Stoffwechselprodukte auch hemmend auf die Fortpflanzung der Daphnien einwirken.

Neben dem Wachstum und der Fortpflanzung wird auch die regelmäßige Häutung der Daphnien durch den Aufenthalt in einem mit den eigenen Stoffwechselprodukten angereicherten Wasser ungünstig beeinflußt.

Die Daphniden werfen bekanntlich während ihres ganzen Lebens in kurz aufeinanderfolgenden Zwischenräumen ihre ganze Chitinhülle ab und ersetzen sie durch eine neue. Erwachsene Weibchen tun dies jedesmal, nachdem ihre Jungen den Brutraum verlassen haben. Da die fertige Chitinhaut keines Wachstums fähig ist, findet das Wachstum der Daphniden ruckweise unmittelbar nach dem Abwurf der alten Haut statt.

Wenn nun in den Kulturgefäßen die Konzentration der Stoffwechselprodukte einen gewissen Grad erreicht hat, sieht man bei den Tieren verschiedene Beschwerden in der Häutung auftreten. Die alte Chitinhülle löst sich nicht mehr vollständig von der Hypodermis ab. An vielen Stellen des Kopfes und des Schalenrandes (auch auf der Fläche der Schalen) bilden sich Knötchen, welche die alte

<sup>1</sup> Bei *D. longispina* habe ich bisher noch keine so deutlichen Resultate erzielt, weil diese Art gegen die eigenen Stoffwechselprodukte so empfindlich ist, daß schon ein einzelnes Tier, das mehrere Tage im Kulturgefäß lebt, sich selbst schädigt.

Haut mit der darunter gebildeten neuen Cuticula fest verbinden. Infolgedessen wird die alte Haut nicht vollständig abgestreift. Die Tiere schwimmen dann oft mit Resten von drei oder gar vier vorhergehenden Häutungen herum.

Da die Tiere im Moment der Häutung wachsen, bilden sich an den Rändern der nicht abgestreiften alten Hautteile Einschnürungen. Unter der alten Kopfhaut, die meist als Kappe auf dem Kopfe sitzen bleibt, quillt an den Rändern der jetzt größer gewordene Kopf heraus. Dadurch entsteht eine eigentümliche abnorme Kopfform, die man mit einem Mopskopf vergleichen könnte. Auch am Rücken und an den Schalenrändern entstehen solche Einschnürungen. Die neuangelegte Spina (Schalenstachel) findet keinen Raum zur Entfaltung. Sie verkümmert und geht schließlich ganz verloren.

Wenn man nun solche Tiere, die oft ganz abenteuerlich aussehen, in frisches Wasser überträgt, nimmt der Häutungsvorgang bald wieder normale Formen an. Unregelmäßigkeiten der Schalenkontur und etwaige Randdefekte werden schon bei der nächsten Häutung ergänzt. Nur die Verkürzung des Rostrums bleibt meistens bestehen, und der verlorene Schalenstachel kehrt nicht wieder. Die Tiere bleiben für ihr ganzes Leben der Spina beraubt.

Hatte ich diese Versuche mit *Daphnia pulex* gemacht, so glichen die Tiere jetzt vollständig der *Daphnia obtusa*, die sich bekanntlich von *Daphnia pulex* nur durch das kurze Rostrum und das Fehlen der Spina unterscheidet.

Einige solcherart umgestaltete Weibchen von *Daphnia pulex* habe ich weitergezüchtet. Ihre Jungen hatten anfangs stets eine normale Spina. Nach einigen Häutungen nahm die Länge der Spina ab. Waren die Tiere dieser zweiten Generation herangewachsen, so hatten sie meist eine viel kürzere Spina als die normalen Tiere der Spezies *D. pulex*; vielen fehlte die Spina ganz, auch wenn sie während ihres Heranwachsens keine Häutungsbeschwerden durchzumachen hatten. Diese Erscheinung trat intensiver zutage, wenn die Jungen dieser zweiten Generationen der Einwirkung der Stoffwechselprodukte ausgesetzt blieben, aber sie zeigte sich auch deutlich genug bei isolierten Tieren.

Über das Verhalten der dritten Generation kann ich vorläufig noch nichts berichten, da diese Versuche erst in letzter Zeit angestellt wurden. Trotzdem glaube ich schon jetzt die Vermutung aussprechen zu dürfen, daß das Verhalten der zweiten Generation bereits auf eine allmähliche erbliche Fixierungstendenz der durch die eigenen Stoffwechselprodukte verursachten Gestaltsänderung hinweist.

Wenn diese Vermutung richtig ist, dann ließe sich die Ent-

wicklung der Spezies *Daphnia obtusa* aus *Daphnia pulex* auf diesem Wege erklären.

Damit würde auch die Art des Vorkommens beider Spezies stimmen. Beide findet man in kleinen Tümpeln, *Daphnia pulex* auch in größeren Teichen, *Daphnia obtusa* jedoch stets nur in sehr kleinen, meist hochgelegenen Wasseransammlungen<sup>1</sup>, die einer starken Verdunstung und daher auch einer höheren Konzentration ausgesetzt sind. Dementsprechend zeigte auch *Daphnia obtusa* bei meinen Versuchen eine viel größere Widerstandsfähigkeit gegen hohe Konzentrationsgrade ihrer Stoffwechselprodukte. Alle Hemmungserscheinungen traten bei dieser Art viel später ein, als bei *Daphnia pulex*. Häutungsbeschwerden habe ich bei ihr überhaupt nur in einem einzigen Falle bemerkt.

Daß alle freien Populationen von *D. magna* und *D. pulex* mit relativer Verkürzung der Spina auf den Konzentrationsgrad ihres Wohngewässers reagieren, wird durch eine Beobachtung sehr wahrscheinlich, die ich immer wieder machen konnte.

Die Spina frisch angesammelter *D. magna* und *pulex* ist gewöhnlich sehr kurz. Wenn man die Tiere längere Zeit isoliert züchtet, kann man stets bemerken, daß die Spina von Generation zu Generation länger wird. Man kann direkt eine neue Form mit längerer Spina erzüchten. Ebenso konnte ich der *Daphnia obtusa* eine kleine Spina »anzüchten«. Bei dieser Art haben im Freien die neugeborenen Jungen meist keine Spur von einer Spina, doch kommen mitunter auch Junge mit kurzer Spina vor, die später wieder verloren geht. Hatte ich *D. obtusa* längere Zeit isoliert gezüchtet, so mehrten sich die Jungen mit Spina, die Spina hielt sich beim Individuum längere Zeit und blieb schließlich auch beim erwachsenen Tier erhalten. Daraus geht hervor, daß die Eigenschaft des Besitzes einer Spina auch bei *D. obtusa* noch in latentem Zustande vorhanden ist.

Daß *Daphnia obtusa* überhaupt von *D. pulex* abstammt, geht schon daraus mit großer Sicherheit hervor, daß eine innige Beziehung zwischen den Lokalrassen beider Arten besteht. Eine *D. obtusa* aus dem böhmischen Mittelgebirge steht in ihren Lokalrassenmerkmalen der *D. pulex* ihrer nächsten Umgebung viel näher, als z. B. der *D. pulex* aus den Alpen oder aus Istrien und umgekehrt. Daraus wäre zu schließen, daß die *D. obtusa* polyphyletisch aus verschiedenen Lokalrassen von *D. pulex* entstanden ist.

Die Entstehung selbst könnte allerdings auf zweierlei Weise vor sich gegangen sein: entweder durch Selektion mit Hilfe von Indi-

<sup>1</sup> In südlichen Gegenden — Karst, Algier usw. — auch in tieferen Lagen.



vidualvarianten (oder Mutanten), deren Spina abnorm kurz war oder ganz fehlte, oder durch allmähliche erbliche Festlegung des nach Einwirkung konzentrierter Stoffwechselprodukte eingetretenen Spinalverlustes.

Individualvarianten ohne Spina kommen fast in jeder Population von *D. magna*, *D. pulex* und *D. longispina*, wohl auch bei andern Daphniaarten, vor. Bei den drei genannten Arten habe ich wiederholt versucht, derartige obtusiforme Individuen weiterzuzüchten. Ihre Nachkommen hatten stets eine ganz normale Spina. Es zeigte sich nicht die geringste Tendenz zur Vererbung des Spinamangels.

Das scheint kein Zufall zu sein, sondern darauf hinzudeuten, daß die spinalose *Daphnia obtusa* nicht durch Selektion entstanden ist, sondern durch Vererbung einer infolge der Einwirkung konzentrierter Stoffwechselprodukte eingetretener Formänderung, also durch das, was man eine Vererbung erworbener Eigenschaften nennt.

Ich habe schon anfangs erwähnt, daß die Stoffwechselprodukte spezifisch wirken, d. h. nur auf jene Spezies, von der sie herrühren.

Genauer genommen wirken sie am intensivsten auf die eigene Art, schwächer auf sehr nahe verwandte und gar nicht auf entferntere Arten.

Die Untersuchung dieses Verhaltens wird dadurch erleichtert, daß Tiere, die isoliert in frischem Wasser aufgewachsen sind, nicht nur geschädigt werden, sondern sehr rasch absterben, wenn man sie in ein Kulturgefäß bringt, in dem eine größere Anzahl von Tieren derselben Art durch längere Zeit gelebt hatten, während Tiere, die bei allmählich steigender Anreicherung ihrer eigenen Stoffwechselprodukte aufgewachsen sind, bei derselben Konzentration meist nicht absterben, sondern nur die obenerwähnten Folgeerscheinungen zeigen.

Diese Erfahrung machte ich zuerst, als ich einmal infolge Mangels an frischen Futteralgen eine größere Menge von Wasser, das aus Kulturgefäßen von *Daphnia magna* stammte und reichlich *Scenedesmus acutus* enthielt, zum Ansetzen frischer Kulturen von *D. magna*, *pulex*, *obtusa* und *longispina* verwendete. Sämtliche *D. magna* waren nach 2 Tagen tot. Von *D. pulex* gingen viele zugrunde. Von *D. obtusa* nur wenige. Die *D. longispina* blieben, trotzdem diese Art sonst gegen Verunreinigung des Wassers viel empfindlicher ist, als die andern verwendeten Arten, insgesamt am Leben. Zahlreiche spätere Versuche haben diese Erfahrung bestätigt.

Dadurch ließe es sich erklären, wieso in einem Wasserbecken, das mit den Stoffwechselprodukten einer Art so angereichert ist, daß diese Art aussterben muß, eine andre in Zunahme begriffen sein kann, ohne irgendwie gehemmt zu werden.

Nur könnte mit Recht der Einwurf gemacht werden, daß die Schlüsse aus den Erscheinungen in kleinen Kulturgefäßen nicht ohne weiteres auf große und tiefe Seen angewendet werden dürfen, da hier die Stoffwechselprodukte durch die große Wassermasse und den reichlichen Zu- und Abfluß zu sehr verdünnt würden.

Dieser Einwurf ist vorläufig noch nicht vollständig zurückzuweisen. Nur möchte ich erwähnen, daß ich mit Rücksicht darauf Versuche anstellte, um die zur Erreichung der obengenannten Wirkungen nötige Konzentration der Stoffwechselprodukte für verschiedene Arten zu ermitteln. Dabei zeigte sich, daß die Minimalkonzentration, die noch wirksam ist, für *D. obtusa* am höchsten liegt, für *D. pulex* und *magna* noch ziemlich groß, bei *D. longispina* äußerst gering ist. Bei letzterer Art sind Individuen, die aus Seen stammen, viel empfindlicher, als solche aus kleinen Teichen. Stets jedoch genügte bei *D. longispina* schon ein zweitägiger Aufenthalt eines einzigen Tieres in einer meiner Kulturschalen, also eine sehr geringe Konzentration der Stoffwechselprodukte, um sehr deutliche Erscheinungen auszulösen. Vielleicht sind andre pelagische Arten, die ausschließlich in großen und tiefen Seen vorkommen, noch empfindlicher. Tatsache ist, daß eine solche Art, wie z. B. *Daphnia hyalina*, die nur in den großen und sehr tiefen subalpinen Seen vorkommt, in Aquarien am schlechtesten aushält.

Ich glaube deshalb, daß es gar nicht unwahrscheinlich ist, daß auch die periodische Zu- und Abnahme der Individuenzahl in Seen und Teichen mit der Anreicherung der Stoffwechselprodukte zusammenhängt. Hat diese einen gewissen Grad erreicht, so geht die Individuenzahl zurück — teils durch Absterben, teils dadurch, daß nie Vermehrung nicht mehr mit der Vernichtung durch Feinde usw. gleichen Schritt hält. Nach dem Verschwinden der Tiere — oder doch sobald ihre Zahl sehr gering geworden — regeneriert sich das Wasser. Wo starker Zu- und Abfluß vorhanden ist, geschieht dies hauptsächlich durch Erneuerung des Wassers. Aber auch, wo die Erneuerung langsam ist oder ganz fehlt, regeneriert sich das Wasser dadurch, daß die wirksamen Substanzen, die ziemlich labil sind, nach kurzer Zeit zerfallen. Ob dies durch Licht, Bakterien oder andre Ursachen geschieht, habe ich noch nicht näher untersucht.

Auf dieser Labilität beruht die Möglichkeit des Eintrittes eines Gleichgewichtszustandes zwischen Wassermenge und Individuenzahl, der in Aquarien bei sonst konstanten Bedingungen dadurch zustande kommt, daß Zerfall der Stoffwechselprodukte und Erneuerung derselben durch die Tiere bei einem bestimmten Verhältnis zwischen Wasser- und Individuenmenge einander die Wage halten.



Zum Schluß möchte ich noch einen Umstand erwähnen, den ich bisher nicht berührte.

Es ist bekannt, daß die Dauereibildung bei den Cladoceren stets auf der Höhe eines Maximums der Individuenzahl einsetzt. Da in den früheren Generationen ♂♂ und Ephippialweibchen fehlten, muß irgendeine Ursache vorhanden sein, die jetzt plötzlich das Auftreten der Geschlechtstiere hervorruft. Man hat diese Ursachen bisher vergeblich gesucht. WEISSMANN'S Theorie der bestimmten Generationenzahl hält einer aufmerksamen Beobachtung nicht stand.

Vielleicht hängt auch diese Erscheinung mit den Stoffwechselprodukten zusammen. Tatsächlich ist es leicht möglich, durch stete Übertragung der Subitaneibildung in frisches Wasser das Eintreten der Dauereibildung hintanzuhalten und eine beliebig lange ungeschlechtliche Fortpflanzungsperiode herbeizuführen. Vielleicht hängt damit auch der Ausfall der jährlichen Geschlechtsperioden bei gewissen Cladocerenpopulationen großer Alpenseen zusammen. Daß nicht die alpine Lage an sich daran schuld ist, läßt sich schon daraus ersehen, daß dieselben Arten in kleinen alpinen Seen und Tümpeln regelmäßige Dauereibildung zeigen.

Näheres über den Zusammenhang zwischen Dauereibildung und Stoffwechselprodukten werde ich an anderer Stelle mitteilen.

Vortrag des Herrn E. BRESSLAU (Straßburg) über  
**Farbige Tieraufnahmen (mit Lichtbildern).**

Der Vortragende projiziert und erläutert eine Anzahl von Diapositiven, die im vergangenen Sommer mit den von den Gebrüdern LUMIÈRE in den Handel gebrachten Autochromplatten hergestellt und teils nach LUMIÈRE, teils nach GRAVIER entwickelt wurden. Die Bilder (durchweg Lebend-Aufnahmen) stellten dar:

1. *Salamandra maculosa*.
2. Mit *Botryllus Schlosseri*, *Heterocarpa glomerata* und *Heliactis venusta* bewachsene Miesmuscheln, ferner *Pachymatisma Johnstoni* und *Aleyonium palmatum*.
3. *Gorgonia verrucosa* mit ausgestreckten Polypen.
4. Seerosen (*Tealia crassicornis*, *Anemonia sulcata*, *Heliactis venusta*) und *Spirographis Spallanzanii* mit ausgebreiteter Kiemenspirale.
5. Verschiedene Echinodermen: *Holothuria catanensis*, *Strongylocentrotus lividus*, *Parechinus miliaris*, *Asterias rubens* und *Echinaster sepositus*.

Die Photogramme 2—5 wurden in der biologischen Station zu Roscoff aufgenommen.



Vortrag des Herrn E. MARTINI (Rostock):

### Über Eutelie und Neotenie.

Mit dem Worte Eutelie schlage ich vor einen Begriff zu benennen, von dem ich hoffe, daß er mehr leisten wird, als die bloße Belastung unsrer Nomenklatur mit einem neuen Fremdwort. Es handelt sich dabei um Erscheinungen der Konstanz histologischer Elemente, wie sie besonders durch GOLDSCHMIDTS und meine Untersuchungen bekannt geworden sind, ich erinnere nur an des ersten Untersuchung über Sinnesorgane und Nervensystem von *Ascaris megalocephala*. Wie ich nun bei Gelegenheit des vorjährigen Anatomienkongresses in Berlin mitteilen konnte, sind diese Erscheinungen, die bei der *Polygordius*larve schon früher durch WOLTERECK ermittelt sind, auch beim erwachsenen Tier nicht auf den Nervensinnesapparat beschränkt, sondern lassen sich noch in einer ganzen Anzahl anderer Organe (Muskulatur, Ösophagus bei Nematoden) und auch bei andern Tiergruppen (Rotiferen, Appendicularien) nachweisen. Man kann sich nun denken, daß solche Zellen, die für alle Individuen einer Spezies typisch sind, sich, wie man das früher auch für manche Organanlagen angenommen hat, aus einem nicht mehr gesetzmäßig geordneten Zellmaterial gesondert haben. Dies scheint z. B. für manche in gesetzmäßiger Zahl und Lage bei Tieren, die sonst keine Zellkonstanz erkennen lassen, vorkommenden einzelligen Sinnesorgane durchaus vorstellbar. Andererseits kann man sich auch denken, daß eine weit fortgesetzte determinierte Entwicklung direkt zu den Konstanzerscheinungen beim Erwachsenen führt. Dies ist sicher der Fall bei der *Polygordius*larve und bei der Konstanz im Ösophagus und der Leibeswandmuskulatur der Nematoden. Auch für Rotiferen, deren Entwicklung nach JENNINGS Untersuchung bis in hohe Stadien determiniert verläuft und bei Copelaten, für die wir aus den bekannten Verhältnissen bei Ascidien wohl ebenfalls Mosaikfurchung erwarten dürfen, scheint die Erklärung der Konstanzerscheinung beim Erwachsenen aus denen während der Entwicklung das natürlichste. Dieses Auftreten der Konstanzerscheinung beim erwachsenen Tier in Zusammenhang mit determinierter Entwicklung (determiniert hier nur im deskriptiven, nicht im experimentellen Sinne) ist es, was ich als Eutelie bezeichnen möchte<sup>1</sup>.

Es liegt nun natürlich nahe, die Eutelie als eine besondere Erscheinungsform der Neotenie bei Tieren mit determinierter Entwick-

---

<sup>1</sup> Die Eutelie erscheint somit gewissermaßen als Krönung der zuerst durch die Arbeiten von Roux in den Bereich des allgemeinen Interesses gezogenen Erscheinungen der determinierten Entwicklung.

lung zu deuten und ich darf es daher nicht unterlassen einiges über diesen Punkt zu sagen, wobei ich natürlich von einer Erörterung des Neoteniebegriffes ausgehen muß.

Den Namen Neotenie hat bekanntlich KOLLMANN gebildet, und will damit das Behalten der Jugendform bezeichnen. Hier schon müssen wir einen Gedanken anschließen, der zunächst trivial erscheint. Wenn auch bei vielen Formen durchs ganze Leben die Veränderungen nicht aufhören, die wir dann allerdings z. T. Altersveränderungen zu nennen pflegen, die aber sicher auch in den Bereich der individuellen Entwicklung gehören, so tritt doch mit einem bestimmten Alter bei den meisten Tieren ein gewisser Abschluß in den ontogenetischen Prozessen ein, der uns eine voraufgehende Entwicklungsperiode von dem erwachsenen Zustand leidlich deutlich abgrenzt. Es wird also in der Jugend ein Stadium erreicht, das dann im Leben beibehalten wird, aber für diese Trivialität, daß die meisten Organismen ein ontogenetisches Stadium beibehalten, brauchen wir keinen neuen Ausdruck, und ich verstehe KOLLMANN auch so, daß er dies Beibehalten der Jugendform nicht meint, sondern nur dann von Neotenie spricht, wenn ein Organismus auf einer Stufe der Entwicklung stehen bleibt, über die dieselbe bei seinen Artgenossen oder bei nächstverwandten Formen, also vermutlich auch bei seinen nächsten phylogenetischen Vorfahren hinausging. Dann aber erscheint es unrichtig, wenn CAMERANO das unscheinbare Gefieder weiblicher Vögel neotenisch nennt. Dazu würde der Beweis gehören, daß sie von Formen mit Farbenpracht beider Geschlechter abzuleiten seien. Mit demselben Recht könnte man bei Säugern die äußeren ♀ Genitalien neotenisch nennen.

KOLLMANN spricht nun schon I von totaler und II in einer kurzen Bemerkung auch von partieller Neotenie, und letzterer besonders hat BOAS seine Aufmerksamkeit zugewandt.

Die sichern Fälle der ersten Gruppe fallen alle unter den Begriff der Progenese von GIARD (Axolotl, Cecidomyien) der damit das verfrühte Geschlechtsreifwerden bezeichnet. (Daher rechnet er auch Fälle wie Aphiden usw. zur Progenese, die, da das Jugendgewand nicht beibehalten wird, nicht als neotenisch gelten können.) Nur auf diese Fälle totaler Neotenie, die also zugleich neotenisch und progenetisch sind, möchte PLATE den Begriff der Neotenie beschränken. Tatsächlich kommt auch ihnen allein ein Erklärungswert in der phylogenetischen Spekulation zu. Die geringere Entwicklungsdauer und die damit ermöglichte raschere Generationsfolge und folglich schnellere Vermehrung lassen sich leicht als Vorteile dieser Anpassung vorstellen (die eben allen Fällen der Progenese eignen) und

Varietäten die zur Umbildung einer Art in dieser Richtung geeignet wären, finden wir in verschiedenen Gruppen. Zugleich zeigen diese Beispiele, daß wir die Ausbildung total neotenischer Formen nicht als allmählich, sondern besser als sprunghaft entstanden uns vorstellen.

II. Der partiellen Neotenie, bei der nur ein einzelnes Organ auf einer ontogenetisch frühen Stufe stehen bleibt, fehlt, wie wir sehen werden, jeder eigenartige Erklärungswert für die Stammesgeschichte. Jedenfalls ist hier ein großer Vorteil für die Geschwindigkeit der Generationsfolge nicht anzunehmen.

PLATE setzt partielle gleich Neotenie-Hemmungsbildung; darin sehe ich aber kein zwingendes Hindernis gegen diese Ausdehnung des Begriffes, sind doch auch bei der totalen Neotenie (*Axolotl*, *Salmo trutta*<sup>1</sup>) Hemmungen im Spiel. Wir möchten aber noch weitergehen und behaupten, daß sich uns eine große Anzahl von phylogenetischen Rückbildungen und Vereinfachungen als neotenisch darstellen, in andern Fällen sich kaum von partieller Neotenie unterscheiden werden. Denn schon aus der Überlegung, daß die Ontogenese im allgemeinen vom Einfacheren zum Komplizierteren vorschreitet und auch eine phylogenetische Vereinfachung sich streng an das im Rahmen der betreffenden Gruppe nach ihrem histologischen Charakter usw. Mögliche hält, ergibt sich, daß Vereinfachtes und ontogenetisch noch Einfaches sich sehr nahe kommen werden.

Wenn wir uns auf Grund letzterer Überlegung einen Überblick verschaffen, wie phylogenetische Vereinfachungen zustandekommen mögen, so liegt es wohl am nächsten sie auf Hemmungsvarietäten zurückzuführen und zwar

II A. auf Sprunghafte Variationen, die wir ja allein gewohnt sind, Hemmungsbildungen, bzw. Mißbildungen zu nennen. Um wieder eines von BOAS' Beispielen zu wählen, würde man hierher den Cryptorchismus mancher Säuger stellen müssen, da schon wegen des bekannten ungünstigen Einflusses der Lage im Leistenkanal auf die Funktion des Hodens eine allmähliche phylogenetische Rückwanderung ausgeschlossen erscheint. (In diesem Falle könnte man sich denken, daß einzelne Hemmungsvarietäten durch Zuchtwahl zur Herrschaft gekommen sind, während in andern Fällen die ganze Art beim Einwandern in neue Lebensverhältnisse eine neotenische (Hemmungs-) Schwankung und zwar eine sprunghafte analog dem Salmonidenbeispiel von BOAS durchgemacht haben mag.)

II B. Wesentlich schwieriger gestaltet sich aber das Problem der

---

<sup>1</sup> cf. Boas, Lilljeborg.



partiellen Neotenie dadurch, daß wir auch die Möglichkeit eines gleichen Endergebnisses durch langsame phylogenetische Vereinfachung auf der Basis kontinuierlicher Variationen zugeben müssen.

II B 1. Wenn nun auch diejenigen Varianten von denen eine vereinfachte Form ihren Ausgang nahm, noch ontogenetisch die ursprüngliche Höhe erreicht haben und dann erst in den Rückbildungsprozeß eingetreten sein mögen, so ist es sehr wohl möglich, daß diese palingenetische den Beweis stattgehabter Vereinfachung enthaltende Ontogenese durch eine tachygenetische ersetzt ist, die diese Spuren nicht mehr zeigt, die Art also als neotenisch erscheinen läßt. Wenn wir bedenken, daß das biogenetische Grundgesetz dann doch nur in der geringeren Anzahl von Fällen zutrifft, namentlich aber, daß eine rasche Entwicklung doch wohl in den allermeisten Fällen so vorteilhaft sein dürfte, daß man sich bei palingenetischen Umwegen nach einem Grund umsieht, warum im Interesse der Art noch nicht cenogenetische Umbildungen damit aufgeräumt haben, so wird man sich nicht wundern, daß man von einer auf vergleichend-anatomischem Wege erkannten phylogenetischen Vereinfachung ontogenetisch keine Spur mehr findet. Ein Beispiel gebe hier die unpaare Flosse ab, von deren rückgebildeten Teilen sich bei manchen Selachiern ontogenetisch keine Spur mehr findet, während bei andern die phylogenetisch rückgebildeten Teile derselben sich auch noch ontogenetisch anlegen und wieder zurückbilden. (Bei Amnioten finden wir ontogenetisch wohl nirgends mehr sichere Reste derselben.)

II B 2. Andererseits läßt sich die kontinuierliche Rückbildung auch ohne diesen Umweg vorstellen, gewissermaßen als eine Summation geringfügiger Hemmungsvarietäten, die wir im gewöhnlichen Sprachgebrauch nicht als solche bezeichnen. Z. B. im menschlichen Sternum verschmelzen die Knochenkerne des Corpus im 6.—12. Jahre. Unter 10—11jährigen Sterna werde ich also solche mit geringerer und solche mit größerer Beteiligung des Knorpels am Aufbau des Corpus finden. Man wird die ersteren sicher nicht als Hemmungsbildungen bezeichnen, dennoch könnte diese Variabilität unter Umständen den Ausgangspunkt abgeben für die Entstehung von Rassen mit immer ausgedehnterer und länger andauernder Beteiligung des Knorpelgewebes. Um wieder auf ein Beispiel von BOAS zu kommen, so erscheint dies vielleicht die einfachste Erklärung für die Eigenart des Pferdesternum.

Welcher von den sub II genannten Wegen der gangbare für die phylogenetische Vereinfachung ist, das hängt wohl in erster Linie

von den für die Bildung von Varietäten gegebenen entwicklungsmechanischen Möglichkeiten ab, über die wir ja aber leider noch so wenig wissen. Wenn wir z. B. aus der Tatsache, daß wir die entwicklungsgeschichtliche Substitution von Knochen durch Knorpel nie beobachten, darauf schließen dürfen, daß derselben irgend welche entwicklungsmechanische Schwierigkeiten entgegenstehen, so bleibt für die phylogenetische Rückkehr zu einem knorpelreicheren Skelett der Weg sub II B 1. ausgeschlossen und nur der auf Grundlage von Hemmungsvarietäten übrig.

Übrigens ist scharf darauf zu achten, ob denn der als neotenisch angesprochene Zustand wirklich einem ehemals vorübergehenden ontogenetischen Stadium der betreffenden Form oder deren Vorfahren entspricht. Da nun eben jede Art auf einem Stadium ihrer Entwicklung stehen bleibt, so bleibt uns zur Beurteilung, ob dies Stadium auch wirklich dem früheren Durchgangsstadium entspricht, oder mehr oder weniger von ihm abweicht, nur der Vergleich mit den nächstverwandten Formen, aus deren gemeinsamen Eigenschaften wir auf die der Vorfahren der in Frage kommenden Art einen Schluß ziehen können. Wenn z. B. bei Appendicularien die Myofibrillen nur in den medialen Teilen der Muskelzellen zur Ausbildung kommen, bei den Ascidienlarven dagegen in einer bei Chordaten sonst nicht beobachteten Weise an der gemeinsamen Oberfläche dreier aneinanderliegender Zellreihen ausgeschieden werden, so läßt sich natürlich die Copelatenmuskulatur nicht als neotenisch aus der der Ascidienlarve ableiten, wenn sie auch der bei Jugendformen vieler Chordaten vorkommenden ähnelt.

Übrigens kann man auch bei diesen Vereinfachungen, die nicht direkt auf entwicklungsgeschichtlich durchlaufene Stadien zurückzuführen sind, sondern nur auf ähnliche, den sub II B entwickelten Gedankengang analog anwenden, daß sie entweder durch eine ontogenetisch noch ursprünglich nachweisbare, in diesem Falle aber nicht rein rückläufige Umbildung entstanden sein mögen, oder durch eine immer zeitigere Sistierung der Entwicklung, die aber zugleich in diesem Falle sich Schritt für Schritt mehr von der ursprünglichen abbog. Daß natürlich derlei Fälle, die überhaupt keine Neotenie mehr sind, von neotenischen oft nicht zu unterscheiden sein werden, liegt nahe.

Insgesamt, und deswegen bin ich so ausführlich geworden, sehen wir, daß die partielle Neotenie nur ein Modus eines phylogenetischen Rückbildungsprozesses ist. Wenn wir damit auch eine Vorstellung gewinnen, wie die zur stammesgeschichtlichen Vereinfachung wichtigen Variationen zustandekommen konnten, so ist damit noch nicht gesagt, warum die Stammesgeschichte nun den von diesen Varia-



tionen vorgezeichneten Weg betrat. Dies bedarf einer besonderen Erklärung, während die totale Neotenie eine solche schon involviert. Besonders die unter II B genannten Vorgänge haben für die systematisch-deszendenztheoretische Spekulation gar keinen Erklärungswert, während die sprunghafte Hemmung auch partieller Art IIA, sofern sich ein stammesgeschichtlicher Milieuwechsel der betreffenden Form vorstellen läßt, immerhin einen solchen haben könnte, wobei die veränderte Umgebung allerdings der wesentliche Faktor der Erklärung wäre.

Wenn man z. B. die azölen Turbellarien als neotenisch ansieht, so kann man sagen, sie sind eben geschlechtsreif gewordene Turbellarienlarven totaler Neotenie und Progenese und verweisen auf die analogen Fälle, wo auch durch den Vorteil relativ rascherer Geschlechtsreife dieselbe bei der Jugendform typisch geworden ist, und dann sehr wohl eine zweite Sexualperiode usw. in Wegfall kommen konnte. Läßt sich aber zeigen, daß zwischen Azölen und Larven die Unterschiede doch so groß sind, daß totale Neotenie nicht angenommen werden darf, dann hilft uns die partielle auch nicht viel. Sie sagt nur, es kann hier ontogenetisch eine Hemmung vorliegen. Aber staunend fragen wir, wie konnte dann Pharynx und Darm bei Tieren wie unsern z. T. hochgradig räuberischen Convoluten phylogenetisch zurückgebildet werden, an was für Verhältnisse soll das eine Anpassung sein? und wir verlangen eine Antwort auf diese Frage, ehe wir die Neoteniehypothese als wahrscheinlich gelten lassen sollen.

Übrigens um die Sache nochmals positiv zu wenden, scheint es höchst wahrscheinlich, daß alle phylogenetischen Umwandlungen, also auch die Rückbildungen und Vereinfachungen zu den in der Individualentwicklung gegebenen Verhältnissen und Möglichkeiten in engem Abhängigkeitsverhältnis stehen und sich daher in innigem Anschluß an die Ontogenese abspielen werden.

Diese letztere Annahme wird uns von Wert sein, wenn wir die Stellung der Eutelie zur Neotenie betrachten.

Wenn wir im Anfang sagten, es läge nahe, die eutelischen Formen als neotenische von Gruppen mit determinierter Entwicklung abzuleiten, so kommt hier wohl nur die totale Neotenie, die Progenese, in Frage. Für eine der eutelischen Gruppen, die Nematoden, kennen wir überhaupt keine Verwandten, von denen wir sie als neotenisch ableiten könnten. Schon das spricht für eine Unabhängigkeit beider Erscheinungen. Ferner konnte oben aus der Muskelstruktur gezeigt werden, daß die Appendicularien sich nicht als neotenische Ascidienlarven darstellen, da sie ursprünglichere Ver-



hältnisse zeigen als diese<sup>1</sup>. Über die Rotiferen möchte ich vor eigenen gründlichen Studien mir kein Urteil erlauben.

Wenn wir ferner den Sinn der Eutelieerscheinungen suchen, so scheint derselbe mir der zu sein, daß ein möglichst einfacher Organismus mit den sparsamsten Mitteln, aber präzisester Arbeit (determinierte Entwicklung) schnell zur Geschlechtsreife (oder einem sonst für die Spezies besonders wichtigen Stadium) gefördert wird. Dies soll der Name Eutelie ausdrücken.

Diese Tendenz bedingt große Rückbildungen und Vereinfachungen und in dieser Beziehung sehen wir dann auch einmal die verschiedenen Copelatengruppen sehr verschieden weit vorgeschritten, zweitens aber auch die meisten Angehörigen dieser Klasse den Ascidienlarven gegenüber außerordentlich vereinfacht, die einzelnen Zellelemente dagegen wieder in mancher Beziehung höher differenziert und spezialisiert als bei diesen.

Es ist natürlich nicht unwahrscheinlich, daß manche der hierzu nötigen Schritte in direktem Anschluß an die Ontogenie erfolgten, also mehr oder weniger ausgiebige Entwicklungshemmungen dabei eine Rolle spielen mögen. So erscheint es uns als das Plausibelste, daß die Appendicularien nicht geschlechtsreife Ascidienlarven, die Rotiferen nicht geschlechtsreife Wurmlarven sind, sondern Formen, die wohl in mancher Hinsicht ursprüngliche Charaktere bewahrt haben, anderseits aber auch ihren Stammformen gegenüber mancherlei Vereinfachung z. T. im engen Anschluß an ontogenetische Stadien erfahren haben.

Daß für solche Rückbildungen bzw. Vereinfachungen wir gerade hier in der Ontogenese keine Anhaltspunkte zu finden erwarten dürfen, ergibt sich aus der ökonomischen Tendenz der ganzen Erscheinung, zu der ontogenetische Umwege direkt in Widerspruch stehen würden.

Wenn also auch Eutelie und totale Neotenie unserer Anschauung nach den Nutzeffekt rascher Generationsfolge gemein haben, so verfahren sie doch sehr verschieden. Die Neotenie erreicht dies Ziel, indem sie einfach ein Stück der Entwicklung wegschneidet, die Eutelie durch Vereinfachung und Präzisionsarbeit. Nur indem sich die Eutelie dabei vielleicht der Entwicklungshemmung bedient, berührt sie sich auch in ihren Mitteln mit der Neotenie im weiteren

---

<sup>1</sup> Vgl. über diesen Punkt die Figg. 5, 6 und 7 des folgenden Vortrages, ebenso sind die Struktur der Schwanzflosse und die Kernverhältnisse der Schwanzmuskulatur nicht zu erklären, wenn man die Appendicularien direkt von Ascidienlarven ableiten will.

Sinne. Beide Begriffe sind also verschieden, wenn sie sich auch schneiden.

Bezüglich des Neoteniebegriffes möchte ich nun aber noch, nachdem ich ihn bisher in weitester Ausdehnung gebraucht, dem Wunsche PLATES mich anschließen, daß er auf die Fälle totaler Neotenie beschränkt bleibe, allerhöchstens darf er wohl auf die Fälle übertragen werden, wo die zur partiellen Neotenie führende Hemmungsvarietät als deutlich sprunghaft wahrscheinlich gemacht werden kann. Die unter II B 1 gegebene Entwicklungshypothese fällt ja bereits überhaupt aus dem Bereich des Neoteniebegriffes heraus und die sub II B 2 gegebene wird im Effekt ihr so genau gleichen, daß wir niemals in der Lage sind zwischen beiden zu entscheiden. Da beide wie gesagt nur Formen sind, unter denen Rückbildungs- oder Vereinfachungsprozesse ablaufen, ohne dieselben phylogenetisch zu erklären, so glaube ich nicht, daß es zweckmäßig ist, den in seinem zugleich dem Progenesebegriff angehörenden Teil so scharf definierten und dabei sehr nützlichen Neoteniebegriff, durch Aufnahme aller möglichen Rückbildungserscheinungen, die sich vielleicht aus Hemmungsbildungen erklären lassen, zu verwässern.

Begrenzen wir den Neoteniebegriff in dieser Weise auf die Fälle, für die ihn KOLLMANN schuf, so fehlt ihm jede Berührung mit dem Euteliebegriff. Die eutelischen Formen sind dann eben eutelisch und nicht neotenisch.

Bezüglich des Umfangs des Euteliebegriffes möchte ich darauf hinweisen, daß, wenn wir als sein Wesentliches die beschleunigte Erreichung eines Zieles, durch Vereinfachung desselben und einen präzisen Entwicklungsmechanismus sehen, dieses Ziel ein verschiedenes Stadium der Entwicklung wird sein können, das der Geschlechtsreife oder ein andres, sofern es durch seine Wichtigkeit für die Art die Entstehung eines exakten rasch beendbaren Entwicklungsmechanismus hervorrufen kann. Zu Fällen dieser Art würde der von WOLTERECK untersuchte der *Polygordius*larve gehören, die wir also auch als eutelisch bezeichnen müßten. Hier scheint es das als Flugsame benutzte Larvenstadium zu sein, das für die Art von großer Bedeutung ist.

Wie weit bei zellreicheren Tieren die Erscheinungen der Konstanz histologischer Elemente gehen, ist einstweilen, wo deren Kenntnis noch in den Anfängen steckt, nicht abzusehen.

---

Vortrag des Herrn E. MARTINI (Rostock):

**Über die Segmentierung des Appendicularienschwanzes.**

(Mit 7 Figuren.)

Wenn ich zu einem so problematischen Gebiet das Wort ergreife, so geschieht das nicht in der Hoffnung, die Menge der hier schwebenden Fragen zu lösen, sondern nur mit der Absicht, Gedanken zu äußern, die durch einige Arbeiten der letzten Zeit angeregt wurden.

Wenn wohl mehr und mehr der Stamm der Chordaten, bestehend aus Tunicaten und Vertebraten Billigung findet, so scheint mir die Frage, ob wir die Vertebraten von segmentierten Formen ableiten müssen, zunächst eine Aussprache darüber zu verlangen, ob denn eine primäre Metamerie (nicht im Sinne IHLES) sich für den ganzen Chordatenstamm dartun läßt. Erst auf dieser Untersuchung fußend, würden wir uns nach den nächsten Verwandten der Chordaten umsehen können. Den Bau der (hypothetischen) Verwandten, nämlich der Enteropneusten usw. zur Beurteilung des ursprünglichen Baues der Chordaten heranzuziehen, halte ich für einen methodischen Fehler. Es würde sich dies Verfahren nur rechtfertigen, wenn eben die Enteropneusten außer dem in Frage kommenden archimeren Bau noch so deutliche Übereinstimmung mit den Chordaten zeigten, daß an ihrer phylogenetischen Zusammengehörigkeit nicht zu zweifeln wäre. Diese letztere wird von ihren Vertretern gestützt durch die Tatsache des Vorhandenseins von Kiemenspalten bei beiden Gruppen und eines Darmabschnittes bei den Enteropneusten, der sich als Urform einer Chorda deuten ließ. Wenn nun die Homologisierung eines bei einem komplizierten erwachsenen Tier bestehenden Divertikels mit der in den ersten Entwicklungsphasen entstehenden Chorda nicht wenig Schwierigkeit macht, so hatte die ganze Sache nur so lange überhaupt Wert, als die entodermale Entstehung der Chorda über allen Zweifel erhaben schien. Jetzt wo diese Angelegenheit zum mindesten kontrovers geworden ist, läßt sich mit jenem Darmdivertikel kein Argument, weder für noch gegen die Chordatenverwandtschaft der Enteropneusten bilden. Bleibt nur noch die Kiemenatmung. Und ist es denn so undenkbar, daß dieselbe sich zweimal im Tierreich unabhängig entwickelt habe? (Vgl. Tracheen bei Siphonophoren und Arthropoden.)

Versuchen wir den andern Weg, die Untersuchung der Chordaten selbst, so ist es fraglos, daß die Vertebraten segmentiert sind. Auch die Tunikaten, wenigstens ursprünglich? Die erwachsene Ascidie und Salpe zeigt keine Spur von Metamerie dem unbefangenen Beobachter. Ebenso wenig ist bisher eine solche bei der Ascidienlarve



nachgewiesen. Die Muskulatur läßt sie vermissen (vgl. SEELIGER), die metameren Nerven, die KUPFFER sah, spielen hier keine Rolle mehr, nachdem kein späterer Beobachter, auch nicht so ausgezeichnete wie FOL, SEELIGER und USSOW trotz lebhaften Suchens eine Spur von solchen finden konnten. Daß es mir nicht besser ging, weder an *Ciona*- noch an *Phallusia*- noch an Synascidienmaterial, weder an lebendem noch an fixiertem brauchte ich daher eigentlich nicht erst zu erwähnen.

Dagegen besteht um die Deutung der Appendicularien als metamerer Tiere ein lebhafter Kampf, indem sich erst kürzlich IHLE für Archimerie, d. h. für das Fehlen einer den Vertebraten entsprechenden Segmentierung aussprach. Er tritt damit auf die Seite von SEELIGER, RANKIN und andern gegen RAY LANKESTER, VAN BENEDEN und neuerdings DAMAS. Die Frage steht kurz gesagt so: eine Skleromerie, die etwa den Myokommata des *Amphioxus* entspräche, fehlt, das wird allgemein zugegeben. Eine Neuromerie fehlt, was die Ganglien betrifft, ebenfalls, wie wohl jetzt auch als allgemein anerkannt gelten darf gegen die älteren Darstellungen von RAY LANKESTER<sup>1</sup>. Dagegen zeigt sich eine als Metamerie deutbare Anordnung der vom Rückenstrang abgehenden Nerven, bei einigen Formen deutlicher als bei andern, und eine als Metamerie deutbare Anordnung der Muskulatur. Diese beiden Punkte wären also zu prüfen.

Bei den Fritillarien liegen die Verhältnisse insofern einfach, als notorisch die Muskulatur jederseits der Chorda nur aus einer Reihe Zellen aufgebaut ist, eine Zellreihe kann man aber zunächst nicht als ein metameres Organsystem auffassen. Die Oikopleuren besitzen eine zu Anfang ebenso gebaute Muskulatur (GOLDSCHMIDT), wenn sich in derselben auch bald mehr Kerne zeigen (SEELIGER), um aber dann wieder zu zehn netzförmigen Kernen zu verschmelzen. So liegt es am nächsten, auch hier Metamerie abzulehnen und die Muskulatur als aus zehn hintereinander gelegenen Zellen, deren Grenzen sich ja leicht nachweisen lassen (SEELIGER, MARTINI, DAMAS), zu deuten. Bindegewebe dringt ja zwischen die Zellen nicht ein.

Dies angenommen, was erfordert die anscheinende Neuromerie für eine Deutung? Da ist zunächst die Frage, welche Nerven sind motorisch, welche sensibel. Weil es sich bei den Schwanzmuskeln der Appendicularien und ebenso der Ascidienlarve um quergestreifte Elemente handelt, ist anzunehmen, daß diese im ganzen Chordatentypus monophyletisch sind und daher in ihrer Innervierung sowie auch in der Entwicklung sich im wesentlichen gleichartig verhalten.

<sup>1</sup> Eine solche fehlt aber auch bei *Amphioxus*.

Wie wir von DAMAS wissen und ich bestätigen kann, finden sich bei den Oikopleuren zwei Arten von Nerven, die in Fig. 1 und 2 mit *m* und *s* bezeichnet und in Fig. 3 stärker vergrößert wiedergegeben sind. Die einen (*m*) finden sich je ein Paar auf einem (rechten und linken) Muskelabschnitt, den wir als je eine Zelle deuteten, und dies, sowie die deutlichen, wenn auch bei verschiedenen Formen in verschiedener Anordnung sich findenden motorischen Endplatten machen dieselben deutlich als motorische Nerven kenntlich. Sind nun die andre Art Nerven sensible? Wenn DAMAS annimmt, daß jeder Muskelabschnitt (nach ihm Segment) in der halben dorso-ventralen Höhe durch einen allerdings nicht sichtbaren Spalt in eine dorsale und ventrale Hälfte getrennt wird, durch den dann ebenfalls unsichtbare

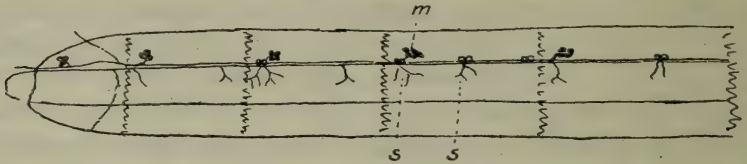


Fig. 1.

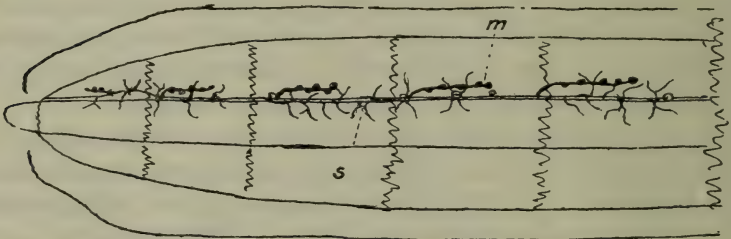


Fig. 2.

Fig. 1. Die ersten fünf Muskelfasern im Schwanze der *Oikopleura dioica* mit Nerven (nach DAMAS).

Fig. 2. Dasselbe von *Oikopleura longicauda* schematisch. *m*, motorische, *s* sensible Nervenenden.

Fortsetzungen der Nerven hindurchtreten, um sich unter der Haut zu verteilen, so ist, abgesehen von dem Indiskutabeln solcher Flucht ins Übersinnliche, schon aus den häufigen Läsionen des Integuments zu schließen, daß dasselbe eben nicht sehr empfindlich ist, Sinneszellen fehlen in ihm dabei völlig. Vor allem aber verzweigen sich die Nerven bereits medial von der Muskulatur so weit, daß wir einen breiten Spalt, der eben sicher nicht existiert, für ihren Durchtritt voraussetzen müßten. Also sensible Fasern im Sinne von DAMAS sind es nicht.

Was machen wir dann aus ihnen? Die Muskulatur der Copelaten ist quergestreift, also wohl für monophyletisch mit der quergestreiften

Muskulatur der übrigen Chordaten entstanden zu denken. Wir werden also bei ihr die gleiche Nervenversorgung erwarten wie bei der quergestreiften Muskulatur der Vertebraten. Bei diesen finden wir aber außer den motorischen Endigungen auch sensible für den Mus-



Fig. 3.

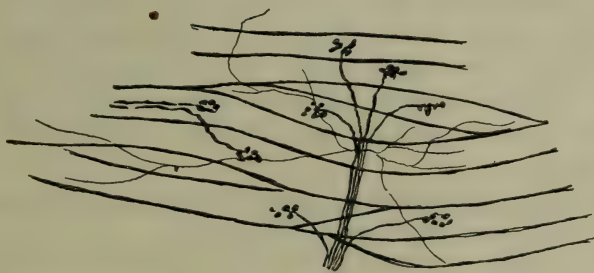


Fig. 4.

Fig. 3. Motorische und sensible Nervenenden von *Oikopleura longicauda* bei stärkerer Vergrößerung.

Fig. 4. Nervenendigungen in Interkostalmuskelfasern vom Kaninchen (schematisch nach STÖHR).

kelsinn, und wenn man die Skizze Fig. 3 mit der nach einer Figur im Stöhrschen Lehrbuch entworfenen Fig. 4 vergleicht, wird die Übereinstimmung wohl sichtbar, besonders bei Berücksichtigung der sich aus der geringen Zahl und der relativen Breite der Muskelfasern bei *Oikopleura* ergebenden Besonderheit. Wenn wir auch noch zu-



fügen, daß diese sensibeln Fasern bei *Oikopleura dioica* zu je zwei Paaren auf ein Muskelfaserpaar kommen, bei den andern Formen aber unregelmäßig verteilt zu sein scheinen, so sehen wir, daß die Nervenverteilung im Schwanz eben genau diejenigen Verhältnisse bietet, wie sie einer Reihe hintereinander geordneter Muskelfasern entsprechen würden.

Wir kommen also bei den Appendicularien zunächst völlig mit der Annahme durch, daß es sich in ihrem Schwanz um einen Muskel bestehend aus einer Längsreihe von zehn Zellen und der sich daraus ergebenden Verteilung der motorischen und sensiblen Nervenendigungen in demselben handelt. Darnach haben die Appendicularien keine den dorsalen Wurzeln der Vertebraten vergleichbare Nerven. Denn die sensiblen Endigungen im Muskel entstammen nach BOEKE bei *Amphioxus* so gut wie die motorischen der ventralen Wurzel. Es liegt also keine Schwierigkeit darin, daß bei Copelaten die motorischen Fasern sich weniger ventral halten als die andern. Da nun auch bei Ascidienlarven kein sicherer Nachweis von Metamerie erbracht ist, so scheint zunächst kein Grund vorzuliegen, um die Tunikaten als ursprünglich segmentierte Tiere aufzufassen.

Und doch lassen sich für letztere gewichtige Argumente ins Feld führen, die sich im wesentlichen aus der Berücksichtigung der bei Copelaten vorliegenden Eutelie bei der Beurteilung ihrer Anatomie ergeben. Die eutelischen Formen sind, wie wir im vorigen Vortrag sahen, als rückgebildete oder vereinfachte anzusehen, deren Zellenzahl erheblich reduziert ist, während die einzelnen Elemente histologisch z. T. hoch spezialisiert sind. Wir bekommen damit für unser Urteil eine der Anschauung IHLES entgegengesetzte Grundlage, da dieser keine Veranlassung für die Annahme bedeutender Rückbildungen findet.

Könnte nun eine Muskulatur wie die der Appendicularien durch Eutelie aus der eines nach Art der Vertebraten segmentierten Tieres hervorgehen? Mir scheint es. Betrachten wir die beigegebenen schematischen Schnitte von *Amphioxus*, *Clavellina* und *Fritillaria*, so brauche ich auf die allgemeinen wohlbekannten Übereinstimmungen der Topographie nicht einzugehen.

Bezüglich des Mesoderms fehlt den beiden Tunikatengruppen eine Leibeshöhle und den Fritillarien auch das Mesenchym. Das kann man sehr wohl als Rückbildung deuten, besonders wenn man beachtet, daß auch bei den beiden andern eutelischen Gruppen, den Nematoden, Rotiferen das Mesenchym auf ein Minimum reduziert ist. Es würde vom Mesoderm im *Amphioxus*-Querschnitt also nur die Gruppe der Muskelzellen, mit lateralen Kernen und basalen Fibrillen

übrig bleiben. Und ist die Zahl dieser dann ebenfalls auf eine, aber um so größere Zelle reduziert, so liegt bereits der Copelatuschwanz vor. Daß eine solche Reduktion den übrigen Vereinfachungen im Appendicularienorganismus durchaus entspricht, lehrt z. B. ein Vergleich mit den Kiemen, deren ganzer Apparat bei *Fritillaria* aus sieben großen Epithelzellen gebildet wird gegenüber so zahlreichen Zellen der übrigen Chordaten. Führt so die Eutelie den Querschnitt

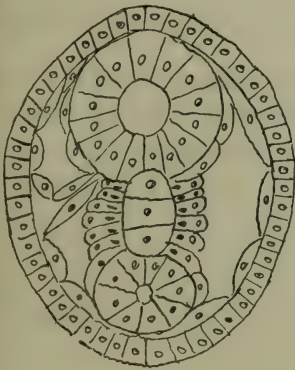


Fig. 5.



Fig. 6.

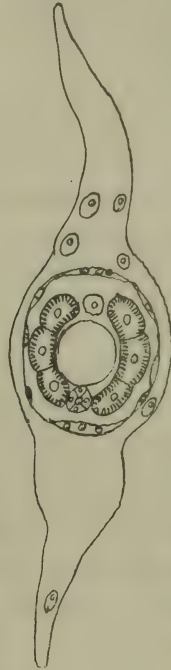


Fig. 7.

Fig. 5. Schematischer Querschnitt durch einen *Amphioxusembryo* (in Anlehnung an HATSCHEK).

Fig. 6. Schematischer Querschnitt eines *Fritillariaschwanzes*.

Fig. 7. Schematischer Querschnitt des Schwanzes einer *Ascidienlarve* (in Anlehnung an SEELIGER).

der *Amphioxus*-Larve leicht in den der Appendicularie über, so ergeben sich auch die übrigen Verhältnisse letzterer insofern sehr leicht, als auch bei *Amphioxus* usw. die einzelne Muskelfaser das ganze Myotom durchzieht, ja die Fibrillen wohl von einem in das andre übertreten. Kommen also mit dem eutelischen Schwund des Mesenchyms die Myokommata in Wegfall, so ergibt sich eine Muskulatur, die aus hintereinander folgenden Muskelfasern mit durchlaufenden

Fibrillen besteht. Diese Fasern stellen sich bei Vertebraten zunächst als einkernige Zellen dar, werden aber später mehrkernig. Ersterer Zustand findet sich bei den Fritillarien<sup>1</sup> dauernd, kommt aber auch den Oikopleuren in der Jugend zu (GOLDSCHMIDT).

Die Muskelfasern der Oikopleuren werden aber dann, wie wir aus SEELIGERS Beobachtungen schließen müssen, noch größtenteils, genau wie die der Vertebraten, mehrkernig. Daß diese mehreren Kerne nachher im netzförmigen Stadium vermutlich wieder verschmelzen, dürfte genau wie letzteres selbst eine eigenartige Erwerbung der Appendicularien sein. Übrigens bleiben auch bei den Oikopleuren die beiden letzten Fasern deutlich einkernig, so die Einzelligkeit dieser Abschnitte klar illustrierend.

Natürlich entspricht die Nervenverteilung auch bei dieser Auffassung genau dem, was wir erwarten müssen. Hat jedes Segment nur eine Muskelfaser, so kommt auf jedes auch nur eine motorische Nervenendigung, und zwar hat auch hier wie bei den Vertebraten jede quergestreifte Faser ihren Endapparat, wie wir im Gegensatz zu DAMAS behaupten müssen. Die sensiblen Fasern sind unregelmäßiger verteilt.

Es ergibt sich mithin, daß wir die Verhältnisse des Appendicularien Schwanzes genau so finden, wie sie sich nach Einwirkung hochgradiger Eutelie auf einen nach Vertebratenart segmentierten Organismus gestalten müssen und wir sie also erwarten durften. Es stehen demnach die Appendicularien der Annahme einer ursprünglichen Metamerie der Chordaten nicht im Wege. Dagegen haben wir außer für die Ascidielarven keinen sicheren Beweis für Metamerie. Umgekehrt scheint die Muskelanordnung direkt gegen eine solche zu sprechen.

Nach dem, was wir bisher über die Ascidielarven wissen, ließen sich die Verhältnisse der Appendicularien, wenn auch nicht auf jene selbst, so doch auf ähnliche Verhältnisse zurückführen.

Diesen Weg geht SEELIGER, indem er dann folgerichtig die Vertebraten von copelaten-ähnlichen Vorfahren ableitet. Letzteres scheint uns bei dem ganzen histologischen Charakter dieser Gruppe nicht wahrscheinlich, doch mag es ja auch einiges für sich haben.

---

<sup>1</sup> Von den beiden Gruppen der Copelaten, den Fritillarinae und Oikopleurinae halte ich erstere im ganzen für höher entwickelt, doch können wir sie wohl nicht von den letzteren ableiten, vielmehr dürften sie als Geschwistergruppen zu denken sein, von denen die Oikopleurinae in den meisten Beziehungen der hypothetischen Elterngruppe ähnlicher blieben, während die Fritillarinae es weiter gebracht haben (abgesehen von der Gehäusebildung) auf dem von der ganzen Klasse eingeschlagenen phylogenetischen Wege.



Was wir zeigen wollten war, daß die Copelaten keine neotenischen Ascidienlarven sind, und daß sich in ihrer Organisation kein Hindernis gegen ihre Ableitung von segmentierten Tieren ergibt, diese vielmehr sehr leicht ist. Was die Entscheidung hier bringen muß, sind die uns noch fehlenden Kenntnisse über die Anatomie der Ascidienlarven.

#### Diskussion.

Herr BÜTSCHLI (Heidelberg) bemerkt, daß auch ihm scheine, daß die verschiedengradige Rückbildung bei der Beurteilung der phylogenetischen Beziehungen zahlreicher Tiergruppen seither nicht genügend gewürdigt worden sei und daß dieser Erscheinung vielfach eine größere Bedeutung zukommen dürfte, als seither angenommen wurde. Andererseits sei jedoch auch große Vorsicht bei der Annahme solcher Vorgänge geboten, die im allgemeinen doch nur dann sicher erweisbar seien, wenn in der Ontogenie tatsächliche Anzeichen der Rückbildung vorlägen. Zwar könne man auch annehmen, daß, bei Mangel solcher Tatsachen, die Rückbildung schon bis zu den Anfängen der ontogenetischen Entwicklung fortgeschritten sei; man dürfe dann aber nicht vergessen, daß es sich in diesem Falle nur um eine hypothetische Möglichkeit handle. So geneigt er sei zuzugeben, daß die jetzigen Rotatorien und Appendicularien in gewissem Grade Rückbildungen erfahren hätten, so wenig sei er dagegen geneigt, sie für geschlechtsreif gewordene Larvenformen zu erachten, wie dies von mancher Seite geschehe. Vielmehr könne er in ihnen nur auf einer primitiven Stufe stehengebliebene und von dieser aus teilweise vereinfachte Formen erblicken, da irgendwelche sichere ontogenetische Tatsachen für ihre Ableitung von Larvenformen nicht vorzuliegen scheinen.

Herr WOLTERECK (Leipzig).

Herr MARTINI.

Herr BÜTSCHLI.

Herr HOFFMANN (Göttingen).

Herr MARTINI.

---

Herr W. HARMS (Bonn):

#### Über den Einfluß des Hungers auf die Wirbelsäule der Tritonen.

Der Hunger ist ein wichtiger und meist gefahrvoller Faktor im Leben der gesamten Tier- und Pflanzenwelt. Es ist daher natürlich, daß im Organismus der Lebewesen Einrichtungen getroffen worden sind, die es ihnen ermöglichen, selbst einen absoluten Nahrungsmangel für eine gewisse Zeit zu überdauern. Diese Aufrechter-

haltung des Lebens bei Ausschluß von neuer Stoffzufuhr von außen kann zunächst durch Aufzehrung von den im Körper abgelagerten Reservestoffen bewirkt werden. Sind letztere aber verbraucht, so vermag das Individuum trotzdem noch einige Zeit den Hunger zu überleben, indem die für seine Erhaltung wichtigsten Organe auf Kosten anderer weniger nötigen ernährt werden; doch ist die Reduktion der Organe wohl nie eine vollständige. Man darf nach früheren Beobachtungen annehmen, daß ein Keimlager in den reduzierten Organen übrig bleibt, aus denen sie sich unter günstigen Verhältnissen wieder regenerieren; zweifelsohne trifft das z. B. für die Geschlechtsorgane zu.

Zu den Organen, die auf Kosten anderer ernährt werden können, ohne selbst in irgend einer Weise zu degenerieren, gehören einmal diejenigen, die zur unmittelbaren Aufrechterhaltung der Lebensfunktionen nötig sind, also Gehirn, Herz und Lunge, dann aber auch Organe, die das Tier gegebenen Falls wieder in Stand setzen können, sich neue Nahrung zu verschaffen. Als solche kommen die Sinnesorgane, deren Fähigkeiten gewöhnlich sogar durch Hungereinfluß verschärft werden, und die Lokomotions-, Fang- oder Angriffsorgane in Betracht.

Bisher nahm man an, daß auch das Knochensystem, namentlich die Wirbelsäule mit dem Rückenmark, durch Hunger keine wesentliche Beeinflussung erfahre. Gelegentlich anderer Versuche an Tritonen machte M. NUSSBAUM die Beobachtung, daß Tiere — es handelte sich um *Triton cristatus*, — unter Einfluß von Hunger in garnicht allzu großen Zeiträumen kürzer wurden. Aufmerksam gemacht auf diese Beobachtung, führte ich Versuche aus, die ganz besonders diese Verhältnisse berücksichtigten.

Zu den Versuchen wurde hauptsächlich *Triton cristatus*, aber auch *taeniatus* und *alpestris* benutzt. Die Verkürzung der Tiere ist schon sehr bald wahrzunehmen. Es seien als Belege einige Daten aus meinen Protokollen hier beigefügt. Ein *Triton taeniatus* in gutem Ernährungszustand verkürzte sich während der Hungerperiode vom 4. Mai bis 7. Juli vorigen Jahres von 88 auf 74 mm also um 14 mm. — Ein *Triton cristatus* ♀, das schon den ersten Teil des Winters in der Gefangenschaft ohne Futter zugebracht hatte, wurde am 15. I. 09 isoliert und gemessen; am 6. IV. 09 war das Tier in Folge des Hungers dem Ende nahe, es hatte sich von 124 mm auf 116 mm verkürzt. Eine Reihe von Tritonen verschiedener Arten wurden am 18. IV. 09 frisch gefangen, sie hungern bis heute und haben sich, bis auf ein Weibchen, welches noch keine Eier abgelegt hatte, um je 5—10 mm verkürzt, was schon z. B. bei einem

*Triton taeniatus* von nur etwa 75—80 mm Länge einen großen Ausschlag darstellt. Das Merkwürdige bei den Tieren ist nun, daß der Schwanz sich fast garnicht verkürzt, wenn man die Strecke vom hinteren Rande der Kloake bis zur Spitze des Schwanzes in Betracht zieht. Der Schwanz verändert sich äußerlich nur in der Weise, daß er den dorso-ventralen Durchmesser auf mehr als die Hälfte verkleinert, was namentlich bei Tieren in der Brutzeit sehr auffällig zu erkennen ist. Schnittserien durch die verschiedenen Regionen der Tiere bestätigten, daß die Schwanzwirbel weniger degeneriert waren, als diejenigen, die etwa von dem hinteren Rande der Kloake bis zum vorderen Teil des Beckens gelegen sind. Bestätigt wurde dieser Befund außerdem noch dadurch, daß ich Tieren den Schwanz kurz hinter der Kloake amputierte und sie dann hungern ließ. Auch hier stellten sich nahezu dieselben Verkürzungen ein, wie bei den unverletzten Tieren, während das Regenerat sich von der Wundfläche in bekannter Weise entwickelte. Der Einfluß des Hungers läßt sich durch diese Versuchsanordnung noch intensiver gestalten, da durch Erzeugung des Regenerates dem Körper auch noch Stoffe entzogen werden. Als Beispiel sei ein *Triton cristatus* angeführt, der nicht in sehr gutem Ernährungszustande, also schon etwas in der Länge reduziert war; er verkürzte sich in der Zeit vom 30. I. 09, wo ihm der Schwanz abgeschnitten wurde, bis zum 11. V. 09 um etwa 6 mm.

Zu den angegebenen Maßen möchte ich noch bemerken, daß sie nur Durchschnittsmaße sein können, da ein lebendes Tier nie ganz ruhig bleibt, wenn man es messen will. Die Maße sind jedoch in großer Anzahl gemacht worden und eine ungefähre Richtigkeit daher gewährleistet. — Bemerkt wurde schon, daß von den Tritonen, die am 18. IV. 09 frisch gefangen dem Hunger ausgesetzt wurden, ein *Triton alpestris* ♀ mit noch nicht abgelegten Eiern sich bis jetzt noch nicht verkürzt hat. Offenbar hat das Tier in den der Resorption anheimfallenden Ovarien mit den reifen Eiern noch Nahrung genug, um seine übrigen Organe noch einstweilen schonen zu können. Schließlich muß ja auch hier ein Stadium eintreten, wo das Tier sich genötigt sehen wird, auch die übrigen Organe aufzuzehren.

Die Verkürzung der Tiere läßt sich nun auch trotz des Hungers eine Zeitlang verhindern, ja unter Umständen auf ein Minimum beschränken, bis das Tier an Erschöpfung zugrunde geht. Es läßt sich dies dadurch erreichen, daß man die hungernden Tiere durch geeignete Vorrichtungen zu andauerndem Schwimmen nötigt. Trotzdem nun die Tiere durch den Kräfteverbrauch noch mehr geschwächt



werden, tritt zuerst keine wesentliche Verkürzung ein, ja die Tiere können sich sogar wieder etwas strecken. Als Beispiel möge ein Versuchstier dienen, welches am 15. I. 09 dem Hunger ausgesetzt wurde. Es hatte zu dieser Zeit eine Länge von 124 mm. Schon nach etwa einem Monat, am 16. II. 09, hatte sich das Tier um 4 mm verkürzt; die Verkürzung betraf nur den Rumpf, nicht aber den Schwanz (von der Kloake bis zur Spitze gerechnet). Das Tier mußte nun vom 16. II. 09 an regelmäßig intensiv schwimmen. Schon bald zeigte sich dann, daß die vorher beobachtete Verkürzung nicht nur aufhörte, sondern daß das Versuchstier sogar wieder an Länge zunahm. Am 18. III., also nach einmonatlichem Schwimmen, war es um 2 mm länger geworden, dann aber hatte das Tier seinen Kräfteverbrauch soweit getrieben, daß es diesen progressiven Prozeß wieder aufgeben mußte. Es trat wieder allmähliche Verkürzung ein, die beim Konservieren des Tieres am 6. IV. 09, wo es am Ende seiner Leistungsfähigkeit angelangt war, etwa 8 mm betrug. Der Schwanz hatte auch jetzt keine Verkürzung erfahren, im Gegensatze zu unbeweglich sitzenden Tieren, wo auch auf den Schwanz eine, wenn auch nur geringe Verkürzung kommt. Der Schwanz hatte sich bei diesem Schwimmtiere nur in der Weise verändert, daß er auffällig pfriemenförmig geworden war und etwa nur ein Drittel so breit war wie bei normalen Tieren. Es liegt nun die Frage nahe, welche Teile der einzelnen Wirbel führen zu der Verkürzung des Tieres? Wenn ein Tier sich durch Schwimmbewegung wieder etwas verlängern kann, so konnte man schon vermuten, daß die Knochenteile der Wirbel wenigstens in ihrer Längenausdehnung nicht mit betroffen waren. In der Tat zeigte sich auch an Schnittserien, daß in erster Linie das Knochenmark in weitgehendem Maße, dann aber auch die hyalin-knorpeligen Teile und die Zwischenwirbelscheiben degeneriert waren, sodaß sich namentlich durch die Degeneration der letzteren eine Verkürzung der Wirbelsäule ganz gut erklären läßt. Die Degeneration erfolgt in der Reihenfolge, daß zuerst das Mark, dann die Zwischenwirbelscheiben und die knorpeligen Teile, zuletzt erst der Chordarest Veränderungen erleiden.

Das normale Mark zeigt als ein Fettgewebe an den in Sublimat fixierten und für Paraffin-Schnittserien vorbereiteten Präparaten eine weitmaschige Struktur mit ganz kleinen länglich-ovalen Kernen. Durchzogen wird das Mark von zahlreichen Blutgefäßen. Der erste Einfluß des Hungers besteht nun darin, daß letztere aus Mangel an Blutzufuhr, — die Menge der Blutkörperchen wird zweifelsohne durch den Hunger auf das notwendigste beschränkt, — im Wirbelmarke allmählich veröden. Durch den eintretenden Mangel an Blnt-

zufuhr werden nun die Markzellen zur Ernährung anderer Körperteile verwandt, indem zuerst das Fett der Markzellen schwindet; man ersieht das daraus, daß das Protoplasma der Markzellen, welches das Fett in dünner Lage anfangs umhüllt, sich mehr und mehr ausdehnt, um schließlich ganz die maschige Struktur des Markgewebes zum Schwinden zu bringen. Bei weitgehendem Hungereinfluß füllt das degenerierte Mark die Knochenhöhle garnicht mehr aus, es liegt als eine fast homogene Masse, in der sich nur ab und zu kleine runde, stärker färbbare Protoplasmakügelchen zeigen, in den Wirbeln. Die Kerne sind viel größer geworden und zeigen eine durchweg ganz unregelmäßige Gestalt. Häufig findet man auch Zerfallstadien der Kerne. Da bei einem so weit degenerierten Marke die Blutzufuhr fast ganz aufgehört hat, so bemerkt man fast nie Phagocyten in dem Gewebe. Die Degeneration des Markes tritt sowohl in den Wirbelkörpern, als auch in den Wirbelfortsätzen fast gleichzeitig auf.

Die Degeneration des Knorpels und der Zwischenwirbelscheiben tritt erst ein, wenn das Mark sich schon bis zur Strukturlosigkeit verändert hat. Zuerst verschwindet die knorpelige Struktur der Zwischenwirbelscheiben fast gänzlich, wodurch die Scheibe eine bedeutende Reduktion in ihrem Längendurchmesser erleidet. Die Degeneration erfolgt in der Weise, daß die Knorpelhöhlen fast gänzlich schwinden, die Kerne der Knorpelzellen sich vergrößern und näher aneinander rücken; eine ganze Reihe von Kernen geht zugrunde. Dieser Vorgang erfolgt in der Weise, daß sich in den stark aufgetriebenen Kernen das Chromatin mehr und mehr der Peripherie der Kernhülle nähert und sich hier anlagert, sodaß der Kern in der Mitte ganz hell erscheint. Schließlich platzt die Kernhülle an einer Stelle und die Chromatinbrocken fallen heraus. Man kann auf Schnittpräparaten alle Stadien des Zerfalls leicht auffinden. Bei extrem lange hungernden Tieren nimmt die Zwischenwirbelscheibe eine durchaus faserige Struktur an. Die Fasern sind dicht mit Kernen durchsetzt und verlaufen in der Querrichtung zum Wirbelkörper. Die intervertebralen Knorpelzellen erleiden ebenfalls eine Rückbildung, die sich zuerst an den Stellen zeigt, wo sie den Zwischenwirbelscheiben anliegen. In den Knorpelhöhlen zerfällt zuerst das Protoplasma. Zunächst nimmt es eine ganz regellose Gestalt an, in der sich nach und nach kleine Vakuolen bilden. Die Struktur wird körnig, sodaß eine solche Zelle schließlich aus lauter kleinen Körnchen besteht, die in ihrer Mitte, oft auch am Rande den noch unverletzten, aber schon etwas aufgetriebenen Kern bergen. Diese kleinen Protoplasmakügelchen ballen sich schließlich auch zu großen Kugeln zusammen und fallen der Resorption anheim. Man

kann sie leicht an ihrer starken Färbbarkeit in Eosin erkennen. Der Kern bleibt gewöhnlich bis zuletzt in den Knorpelhöhlen liegen. Letztere verkleinern sich allmählich in dem Grade, wie das Protoplasma abnimmt. Der Kern zerfällt, genau wie in der Zwischenwirbelscheibe durch Platzen der Kernhülle. Grössere und kleinere Kernbrocken liegen häufig in der sonst leeren, aber verkleinerten Knorpelhöhle verstreut.

Die Chordaresten werden durch die Reduktion der vorher besprochenen Gewebe stark komprimiert, sodaß die maschige Struktur der normalen Tiere in eine faserige umgewandelt wird. Die Ligamenta intervertebralia erleiden ebenfalls Veränderungen, namentlich Verkürzungen; doch kann ich darüber wie auch über das Rückenmark noch nichts Genaueres angeben.

Die auffallende Verkürzung nun, die der Hunger bei den Tieren hervorruft, läßt sich zwanglos durch die Degeneration des Gelenknorpels, der Zwischenwirbelscheibe und durch die Verkürzung der Ligamenta intervertebralia erklären. Durch diese eintretende Reduktion müssen die Wirbelkörper näher aneinanderrücken und so eine Verkürzung des ganzen Tieres bedingen. Merkwürdig ist, daß die maximale Verkürzung nicht im Schwanze, sondern in der Beckengegend erfolgt; offenbar soll hierdurch eine Beeinträchtigung des Schwanzes als Lokomotionsorgan verhindert werden.

Vortrag des Herrn P. STEINMANN (Basel):

### **Doppelbildungen bei Planarien.**

Die durch Einschnitte in den Planarienkörper erzeugten Doppelbildungen sind anatomisch dadurch merkwürdig, daß sie in bestimmter Weise Beziehungen zur Achse des gemeinsamen Stückes zeigen und daher für sich betrachtet asymmetrisch sind. Schneidet man das Vorderende einer Triclade durch einen Längsschnitt in zwei Hälften, so vervollständigt sich jede derselben zu einem selbständigen Kopf. Die Breite dieser Köpfe entspricht jedoch nicht dem Abstand von der Kopfspitze bis zum Körperende, sondern ist verhältnismäßig zu klein, und zwar um so kleiner, je weniger tief der spaltende Einschnitt reichte. Auch der Rüssel, der in den verdoppelten Vorderenden entsteht, erhält nicht die entsprechende Größe. Außerdem entwickelt er sich nicht median, d. h. auf der Achse des Vorderendes, sondern nach innen zu, d. h. gegen die Achse des Hinterendes verschoben. Die beiden Augen sind nicht gleichgroß, sondern das innere, neugebildete bleibt hinter dem andern zurück. Schneidet



man den Doppelkopf hinter den Augen ab, so stellen sich bei der Regeneration diese Größenverhältnisse wieder her.

Alle diese Asymmetrien nehmen ab, je tiefer der trennende Einschnitt gegen das Hinterende hin vordringt; sie prägen sich am stärksten aus, wenn der Schnitt nur grade das Vorderende spaltet.

Das unpaare Hinterende hat offenbar das Bestreben, nur einen Einzelkopf von normaler Größe mit median gelegnem Rüssel und nur zwei Augen zu bilden. Es kann diesen seinen Einfluß, der die Größe und Lage der Organe im Doppelkopf betrifft, um so nachdrücklicher zur Geltung bringen, je größer es im Verhältnis zu den Vorderenden ist.

Schneidet man einer Doppelkopfplanarie gleichzeitig beide Köpfe an der Wurzel ab, so wird nur ein einzelner Kopf von normalen Dimensionen gebildet. Schneidet man nur den einen weg, so wird er je nach der Körperregion, die durch den Schnitt getroffen ist, durch einen neuen Kopf oder durch einen Schwanz ersetzt.

Auch hier spricht sich deutlich die Beeinflussung des Teiles durch die Gesamtmasse des Körpers aus.

Ähnliches läßt sich auch an Doppelbildungen zeigen, die durch horizontale Einschnitte hervorgerufen werden. Je nach der Körperregion entsteht in solchen Fällen ein Kopf, ein Schwanz oder beides gleichzeitig.

An dieser Stelle mag eine Angabe FLEXNERS (the Regeneration of the nervous system of the *Planaria torva* (*maculata*) and the anatomy of the nervous system of the double headed forms. Journ. of Morph. XIV. 1898, p. 337—346) richtig gestellt werden. Die Doppelköpfe von *Planaria gonocephala* und *Polycelis nigra* enthalten deutlich zwei ventrale Längsnervenstämme und nicht, wie FLEXNER angibt, einen einzigen. Da die betreffende Bemerkung bereits in Lehrbüchern über Regeneration Aufnahme gefunden hat, möchte ich darauf hinweisen, daß jedenfalls nicht alle Planarien sich wie *Pl. maculata* verhalten und daß eine Verallgemeinerung solcher Befunde nicht ohne weiteres zulässig ist.

#### Diskussion.

Herr KORSCHOLT (Marburg).

Herr STEINMANN.

---

Herr KLINCKHARDT (Leipzig) erläutert neue Wandtafeln über die parasitischen Protozoen und ihre Zwischenwirte (herausgegeben von DÖNITZ und HARTMANN).

---

Vortrag des Herrn E. BRESSLAU (Straßburg, Els.);

### Die Entwicklung der Acoelen.

(Mit Tafel V.)

Drei Arbeiten ausländischer Forscher<sup>1</sup> haben sich bis jetzt mit der Embryologie der Acoelen befaßt, ihre Befunde erlaubten es jedoch nicht, daraus Beziehungen zu andern Gruppen der Turbellarien abzuleiten. Die Neuuntersuchung der Entwicklungsgeschichte der darmlosen Strudelwürmer darf daher gewiß als ein Desideratum bezeichnet werden. Es zeigte sich dabei, daß die ontogenetischen Vorgänge bei den Acoelen keineswegs zu entwicklungsgeschichtlicher Vergleichung ungeeignet sind, sondern daß lediglich Beobachtungsfehler alle drei Autoren um dieses Ergebnis gebracht haben. Mit Sicherheit ließ sich dies für die Arbeiten von PEREYASLAWZEWA und GEORGÉVITCH feststellen, da ihre Untersuchungen sich zum Teil auf die gleichen, der Gattung *Convoluta* angehörigen Acoelenarten erstrecken wie die meinigen. Mit großer Wahrscheinlichkeit gilt dies aber auch bezüglich der Angaben GARDINERS; denn nach seinen Figuren zu urteilen, verhält sich die von ihm untersuchte, mir nicht aus eigener Anschauung bekannte Spezies *Polychoerus caudatus* Mark in ihrer Entwicklung durchaus wie die Convolutiden.

Meine Untersuchungen wurden an *Convoluta convoluta* (Abbildg.) (= *C. paradoxa* Oerst.) in Helgoland und an *C. roscoffensis* v. Graff in Roscoff (Bretagne) angestellt<sup>2</sup>. Was ich im folgenden in Kürze mitteilen möchte, bezieht sich jedoch ausschließlich auf die letztere Form.

Die Eier von *C. roscoffensis* werden zu 2—12 in kugligen Kokons abgelegt, deren Hülle das Muttertier unter Zusammenkrümmen des Körpers über die Bauchseite bis zu fast vollständiger Berührung von Vorder- und Hinterende und unter beständigem Rotieren aus dem Sekret seiner Hautdrüsen herstellt. Die Kokonhülle ebenso wie die sofort nach dem Austritt der Eier sich abhebende, zarte Eihaut ist vollkommen durchsichtig; da auch die Eier so gut wie pigmentlos sind, ist es möglich, die Teilungsvorgänge bis zum 32-Zellenstadium am lebenden Objekt zu verfolgen. Für die späteren Stadien macht

<sup>1</sup> SOPHIE PEREYASLAWZEWA, Monographie des Turbellariés de la mer noire. Odessa 1892.

EDWARD G. GARDINER, Early development of *Polychoerus caudatus* Mark. In Journ. Morphology. vol. XI. 1895.

JIVOIN GEORGÉVITCH, Etude sur le développement de la *Convoluta roscoffensis* Graff. In: Arch. Zool. expériment. III. Sér. t. VII. 1899.

<sup>2</sup> Ich beehre mich, an dieser Stelle den Direktionen der biologischen Anstalten Helgoland und Roscoff den verbindlichsten Dank für die freundliche Förderung meiner Arbeiten auszusprechen.

die Kleinheit der Zellen und die rasche Aufeinanderfolge ihrer Teilungen — die gesamte Entwicklung vollzieht sich binnen 24 Stunden — Schnittuntersuchung erforderlich.

Eireife und Befruchtung vollziehen sich im Innern des Mutterkörpers. Die nach der Ablage kuglige bis ovale Eizelle teilt sich zunächst in zwei an Größe etwas verschiedene Blastomeren, deren größeres *A*, das kleinere *B* genannt sein möge. Beide schnüren bald danach in läotroper Teilung zwei Mikromeren *1a* und *1b* ab, von denen *1a* etwas größer ist als *1b*. Die Teilung von *A* in  $1A + 1a$  erfolgt dabei etwas eher als die von *B* in  $1B + 1b$ , wie denn auch bei allen folgenden Teilungen die Furchung der größeren *A*- bzw. *a*-Blastomeren stets um ein wenig eher beginnt als die der kleineren Zellen *B* bzw. *b*. Das Stadium 4 zeigt Fig. 1 der Tafel V, den Übergang von 4- zum 8-Zellenstadium Fig. 2—5; zunächst zerfallen  $1A$  und  $1B$  in  $2A + 2a$ , sowie  $2B + 2b$ , sodann  $1a$  und  $1b$  in  $1a^1 + 1a^2$ , sowie  $1b^1 + 1b^2$ . Alle vier Teilungen erfolgen, wie die Figuren lehren, in dextrotropem Sinne. Das Stadium 8 stellt nach definitiver Arrangierung der Zellen (Fig. 5) eine Blastula dar, deren bereits vom Stadium 4 an zeitweilig sichtbar gewordenenes Blastocoel nunmehr von 6 in einer der späteren Mediane entsprechenden Ebene angeordneten Blastomeren ( $2A$ ,  $2a$ ,  $1a^1$ ,  $1b^1$ ,  $2b$ ,  $2B$ ) umgeben und jederseits durch die in einer senkrechten Ebene dazu gelegenen Zellen  $1a^2$  und  $1b^2$  abgeschlossen wird<sup>1</sup>.

Zeigten die Furchungen bisher in ausgesprochener Weise Spiralcharakter, so nähern sich die nächsten Teilungen, die das 16-Zellenstadium herbeiführen (Fig. 6—9), mehr dem bilateralen Typus; in dessen deuten auch hier eine gewisse Schrägstellung der Spindeln und geringfügige Verschiebungen der Blastomeren auf spiralen Verlauf der Teilungen hin. Den Beginn machen die Makromeren  $2A$  und  $2B$ , was sich darin ankündigt (Fig. 5), daß sich Spuren gelblichen Pigments, die vorher kaum sichtbar im Plasma zerstreut waren, an der Berührungsfläche der beiden Zellen ansammeln. Nach dieser Vorbereitung bildet sich an jeder der beiden Zellen eine Furche aus, die fast parallel zu ihrer Berührungsfläche, nur wenig dazu geneigt, einschneidend zuerst  $2A$ , dann  $2B$  in transversaler Richtung inäqual zerlegt, und zwar derart, daß die beiden die Pigmentansammlung enthaltenden, einander berührenden Teilhälften  $3A$  und  $3B$  etwas kleiner sind als die zugehörigen, trotzdem als Mikromeren zu bezeichnenden Zellen  $3a$  und  $3b$ . Ist auf diese Weise

<sup>1</sup> Da die Figuren Seitenansichten darstellen, sind die auf der dem Beschauer abgekehrten Seite symmetrisch zu  $1a^2$  gelegenen Zellen  $1b^2$ , sowie deren spätere Derivate aus den Abbildungen nicht ersichtlich.



das Stadium 10 erreicht (Fig. 6), oftmals aber auch schon etwas früher, so beginnen in den Zellen  $2a$  bzw.  $2b$  und kurz danach in den Zellen  $1a^1$  und  $1b^1$  Furchungsspindeln aufzutreten und ihre nahezu äqual und meridional verlaufende Zerlegung in die Mikromeren  $2a^1$ ,  $2a^2$ ,  $2b^1$ ,  $2b^2$  (Fig. 7) und  $1a^{11}$ ,  $1a^{12}$ ,  $1b^{11}$ ,  $1b^{12}$  (Fig. 8) herbeizuführen. In der Regel etwas später, in seltenen Fällen aber auch fast gleichzeitig mit den eben besprochenen Teilungen erfolgt sodann die Furchung der seitlich gelegenen Mikromeren  $1a^2$  und  $1b^2$  und ihr Zerfall in die Zellen  $1a^{21}$  und  $1a^{22}$  (Fig. 9) und  $1b^{21}$  und  $1b^{22}$ .

Während dieser Teilungsakte, die vom Stadium 8 zum Stadium 16 hinüberleiten, vollzieht sich eine Reihe überaus charakteristischer Veränderungen in der Konfiguration der Blastomeren, die in ihrer Gesamtheit den Gastrulationsvorgang darstellen. Nach der Bildung der durch ihre Pigmentierung gekennzeichneten Makromeren  $3A$  und  $3B$  (Fig. 6) sieht man ihre Schwesterzellen  $3a$  und  $3b$  von ihnen abrücken und gewissermaßen ausholen (Fig. 7), um dann die Makromeren ins Innere der Blastula nach der Lichtung der Furchungshöhle hin zu pressen (Fig. 8). Dabei verändert sich die Gestalt der Makromeren, wie sowohl optische wie Mikrotomschnitte lehren, derart, daß sie — die zuvor Kegelstümpfe mit blastocoelwärts gerichteter Spitze (Fig. 7) darstellten — nunmehr nach vollzogener Invagination umgekehrt die Basis des Kegelstumpfes dem Blastocoel zu, seine Spitze aber nach außen kehren (Fig. 8 und 9). Das Blastocoel, das unmittelbar vor dem Beginn der Gastrulation seine größte Ausdehnung erreicht hat, wird durch die Invagination beträchtlich verkleinert, ohne jedoch ganz zu verschwinden. Dafür zeigt sich jetzt außen an der Invaginationsstelle eine von den Zellen  $3a$ ,  $3b$ ,  $1a^{2(2)}$  und  $1b^{2(2)}$  umgebene grubenförmige Einsenkung (Fig. 8 und 9), die als Blastoporus aufzufassen ist, jedoch nicht in einen Urdarm führt. Ein solcher kommt vielmehr nie zur Ausbildung. Die Makromeren  $3A$  und  $3B$  und ebenso alle ihre späteren Derivate berühren sich ständig vollkommen flächenhaft, ohne jemals die geringste Spaltbildung zwischen sich einzuschließen. Im übrigen ist auch der Blastoporus nur eine Bildung von kurzer Dauer.

Die nächstfolgenden Teilungsakte bis zum Stadium 22 sind dadurch ausgezeichnet, daß sie schräg und ausgesprochen inäqual verlaufen. Zunächst vollzieht sich in dieser Weise die Teilung von  $3a$  und  $3b$  (Fig. 10 und 11), wobei die im Vergleich zu ihren Schwesterzellen  $3a^1$  und  $3b^1$  wesentlich kleineren Blastomeren  $3a^2$  und  $3b^2$  nach der durch den Blastoporus gekennzeichneten Oralseite des Embryos hin abgeschnürt werden. Umgekehrt verläuft dagegen die Teilung der beiden Zellenpaare  $2a^1$ ,  $2a^2$  und  $2b^1$ ,  $2b^2$  (Fig. 11

[illegible]

und 12). Hier sind die dem Blastoporus zugekehrten Teilzellen  $2a^{12}$ ,  $2a^{22}$ ,  $2b^{12}$ ,  $2b^{22}$  sehr viel größer als ihre apikalen Schwesterblastomeren  $2a^{11}$ ,  $2a^{21}$ ,  $2b^{11}$  und  $2b^{21}$ .

Nunmehr erfolgt annähernd äqual die Teilung der beiden Makromeren  $3A$  und  $3B$  in zwei obere als  $4a$  und  $4b$  und zwei untere als  $4A$  und  $4B$  zu bezeichnende Zellen (Fig. 13). Damit ist das 24-Zellenstadium erreicht. Zum Stadium 28 führt sodann die in ähnlicher Richtung, aber inäqual verlaufende Teilung der seitlichen Blastomeren  $1a^{21}$ ,  $1a^{22}$ ,  $1b^{21}$  und  $1b^{22}$ . Dabei werden die kleineren Teilungsprodukte nach entgegengesetzten Seiten abgeschnürt, so daß den Mikromeren am apikalen Pol die kleinen Zellen  $1a^{211}$  und  $1b^{221}$ , denen am oralen Pol die kleinen Zellen  $1a^{222}$  und  $1b^{222}$  hinzugefügt werden (Fig. 14). Durch äquale Teilung der vier apikalen Mikromeren  $1a^{11}$ ,  $1a^{12}$ ,  $1b^{11}$  und  $1b^{12}$  gelangen wir schließlich zum Stadium 32 (Fig. 15).

Über den weiteren Entwicklungsverlauf, der nur an der Hand einer großen Zahl von Abbildungen geschildert werden kann, und über viele bei den bisher besprochenen Teilungsschritten zu beobachtende Einzelheiten wird eine an anderer Stelle erscheinende, ausführliche Arbeit berichten. Hier sei nur soviel bemerkt, daß zu keiner Zeit im Innern des Embryos irgendwelche Darm- oder Schizocoelbildungen auftreten. Die Derivate der beiden Makromeren  $3A$  und  $3B$ , die im Stadium 24 sich in die Zellen  $4a$ ,  $4A$ ,  $4b$ ,  $4B$  geteilt hatten, und die sich weiterhin sehr viel langsamer teilen als die übrigen Blastomeren, liefern das zentrale verdauende Parenchym des acoelen Wurms; einzelne Abkömmlinge der Mikromeren  $2a$  und  $2b$ , und möglicherweise auch der Mikromeren  $3a$  und  $3b$  das zentrale Syncytium umgebende peripherische Parenchym. Daneben aber liefern diese Blastomeren gemeinsam mit den Mikromeren  $1a$  und  $1b$  die Hautbedeckung des künftigen Tieres. Abkömmlinge der zuletzt genannten Mikromeren bilden zugleich den Ursprung des Nervensystems.

Von der Darstellung des Entwicklungs-, speziell des Furchungsverlaufes, die ich eben gegeben habe, wird man viele Züge in den Arbeiten von PEREYASLAWZEWA, GARDINER und GEORGÉVITCH wiederfinden, trotz der Irrtümer, die alle drei Autoren begangen haben<sup>1</sup>. Am richtigsten ist im allgemeinen der Furchungsverlauf, zumal der Ablauf der ersten Teilungen, noch von PEREYASLAWZEWA geschildert worden. Unrichtige Angaben über den weiteren Verlauf der Ent-

<sup>1</sup> Eine eingehendere Diskussion dieser Arbeiten wird erst in meiner ausführlichen Mitteilung erfolgen.



wicklung, insbesondere die auf Schrumpfbilder zurückzuführenden, irrigen Mitteilungen über das Vorhandensein von Darm und Leibeshöhle bei den Acoelen, machen indessen die Ergebnisse und Anschauungen der russischen Zoologin ganz undiskutabel. Dagegen liegen die grundlegenden Fehler der Abhandlungen von GARDINER und GEORGÉVITCH bereits in der Darstellung der ersten Teilungsakte. Wenn GARDINER bis zum 10-Zellenstadium nacheinander vier Mikromerenpaare von den beiden ersten Blastomeren sich abschnüren läßt, so hat er, wie ein Vergleich seiner mit den meinigen vollkommen übereinstimmenden Figuren lehrt, dabei jedenfalls die vom Stadium 6 zum Stadium 8 führende Teilung der Mikromeren *1a* und *1b* übersehen und demzufolge ihre Teilhälften irrigerweise als direkte Abkömmlinge der Makromeren bezeichnet. GEORGÉVITCH dagegen hat bis zum 8-Zellenstadium richtig beobachtet, dann aber den Fehler begangen, die Zellen *3a* und *3b* statt von den Makromeren, von den Mikromeren *2a* und *2b* herzuleiten, obwohl seine eigenen, das Größenverhältnis dieser Zellen richtig wiedergebenden Figuren beweisen, daß dem gar nicht so sein kann.

Während somit GARDINER bis zum Beginn der Gastrulation vier, GEORGÉVITCH dagegen nur zwei Paare von Mikromeren aus den beiden primären Blastomeren hervorgehen läßt, werden statt dessen drei solcher Zellenpaare gebildet; und der Verknennung dieser fundamentalen Tatsache ist es im wesentlichen zuzuschreiben, daß bisher eine Vergleichung der Acoelenentwicklung mit der der übrigen Turbellarien nicht möglich war. Betrachtet man allerdings die Bilder des Furchungsverlaufes mit ihrem so eigenartig nach der Zweizahl angelegten Typus, so werden einem schwerlich deutliche Beziehungen zu der einzigen Gruppe der Turbellarien, bei der sonst noch ein gesetzmäßiger Ablauf des Teilungsprozesses feststellbar ist, zu den Polykladen auffallen. Nichtsdestoweniger sind aber solche Beziehungen tatsächlich vorhanden, und zwar in einer Weise, die die Bedeutung der Cytogenie für die vergleichende Entwicklungsgeschichte in helles Licht rückt.

Um die Vergleichung der ersten Entwicklungsvorgänge bei den Acoelen und Polykladen anschaulich zu gestalten, habe ich in der umstehenden Tabelle zu oberst das Schema des Furchungsverlaufes bei den Acoelen eingetragen, so wie es sich aus meiner Darstellung und den Figuren 1—15 ergibt. Darunter findet sich ein Schema des Cell-lineage bei den Polykladen, entworfen auf Grund der LANGschen Untersuchungen<sup>1</sup> und der die Angaben LANGs in

<sup>1</sup> ARNOLD LANG, Die Polycladen. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. XI. Monographie 1884.

einigen Punkten ergänzenden und korrigierenden Arbeiten von WILSON<sup>1</sup> und SURFACE<sup>2</sup>. Es ergibt sich daraus eine geradezu erstaunliche Übereinstimmung der beiden Zellstammbäume neben einer einzigen höchst bedeutsamen Verschiedenheit. Bei den Acoelen teilt sich das Ei nur einmal in zwei primäre Blastomeren *A* und *B*, ehe die Bildung der Mikromeren beginnt; bei den Polykladen dagegen gehen der Mikromerenbildung zwei Teilungsakte, die die Entstehung von vier primären Blastomeren *A—D* zur Folge haben, voraus. Des weiteren aber vollzieht sich die Abfurchung dieser zwei bzw. vier Blastomeren in nahezu identischer Weise. Beachtet man, daß ich in der Tabelle das Teilungsschema nur für die Blastomeren *A* durchgeführt habe, da die Furchung der Blastomeren *B* bzw. *B—D* denselben Rhythmus zeigt, ihre Buchung also für unsere Zwecke nur eine Raumvergeudung wäre, beachtet man ferner, daß wegen der Abfurchung von vier Blastomeren die entsprechenden Teilungsstadien bei den Polykladen jeweils doppelt soviel Zellen aufweisen müssen als bei den Acoelen mit nur zwei sich abfurchenden Blastomeren, so dürfte die Tabelle im übrigen wohl für sich sprechen.

Die frappante Übereinstimmung, die danach zwischen der ersten Entwicklung der Acoelen einer- und der der Polykladen andererseits besteht, drückt sich vor allem nach zwei Richtungen hin aus. Einmal erstreckt sie sich auf den Gang des Furchungsverlaufes selbst, und zwar nicht nur auf dessen allgemeine Züge, sondern bis in die allerintimsten Einzelheiten hinein. Nimmt man die Verschiedenheit in der Anzahl der primären Blastomeren zunächst als gegebene Tatsache hin, so werden entsprechend den drei Quartetten von Mikro- oder Ektomeren, die bei den Polykladen alternierend in dextrotroper und läotropen Richtung gebildet werden, bei den Acoelen drei Ektomerenduetten, und zwar gleichfalls nach dem Spiraltypus, abgegeben. Dabei fallen zwischen die einzelnen Furchungsakte, durch die diese Ektomerenduetten und -quartette erzeugt werden, regelmäßig Teilungen der bereits vorhandenen Ektomeren, Details von untergeordneter Bedeutung, aber gleichfalls in beiden Gruppen in identischer Weise vor sich gehend; ich mache z. B. nur darauf aufmerksam, daß bei den Acoelen genau so, wie es von den Polykladen schon lange bekannt ist, beim Übergang vom Stadium 8 (bzw. 16) zum Stadium 16

<sup>1</sup> E. B. WILSON, Considerations on cell-lineage and ancestral reminiscence. In: Annals New York Acad. Sc. vol. XI. 1898.

<sup>2</sup> FRANK M. SURFACE, The early development of a Polyclad, *Planocera inquilina* Wh. In: Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. 1907.

(bzw. 32) zuletzt von allen Blastomeren die Zellen der  $1n^2$ -Gruppe<sup>1</sup> sich teilen. Auch nach dem 16- bzw. 32-Zellenstadium dauert diese Übereinstimmung in den Einzelheiten der Ektomerenabfurchung im allgemeinen fort, zumal wenn man berücksichtigt, daß von da an die in der Tabelle verzeichnete Reihenfolge durchaus nicht mehr ganz genau innegehalten wird, sondern Unregelmäßigkeiten zeigt, auf die auch SURFACE aufmerksam macht. Darauf mögen zum Teil die kleinen Abweichungen beruhen, die die Tabelle in dem Abschnitt vom Stadium 16 bzw. 32 zum Stadium 32 bzw. 64 erkennen läßt. Sie verschwinden sofort, wenn man unter Überspringung der Zwischenstufen sich die Blastomeren vergegenwärtigt, die im Stadium 32 bei den Acoelen und im Stadium 64 bei den Polykladen vorhanden sind. Es sind durchweg die gleichen Zellen, hier wie dort; den einzigen Unterschied bildet der Umstand, daß bei den Polykladen die Furchung der Zellen  $3n$ , die bei den Acoelen bereits im Stadium 18 erfolgt, bis dahin unterblieben ist, und daß sich dafür die Zellen  $1n^{112}$  bereits wieder geteilt haben. Indessen wird die Teilung der  $3n$ -Zellen bei den Polykladen sehr bald, bis zum Stadium 74, nachgeholt.

Die Übereinstimmung der ersten Entwicklungsvorgänge bei den Acoelen und Polykladen zeigt sich aber nicht nur hinsichtlich des Furchungsrhythmus, sondern ebenso sehr auch hinsichtlich der prospektiven Bedeutung der gleichnamigen Blastomeren. In beiden Gruppen liefern Abkömmlinge der drei Ektomerenquartette bzw. -duette die Hautbekleidung des künftigen Wurms. Derivate des ersten Quartetts und Duetts stellen hier wie dort den Ursprung des Zentralnervensystems dar, solche des zweiten den Ausgangspunkt für den (larvalen?) Mesoblast bei den Polykladen, für das periphere Parenchym bei den Acoelen, dessen mesodermaler Charakter — auf Grund vergleichend-anatomischer Befunde längst erschlossen — somit auch ontogenetisch erwiesen wird. Darüber, ob von den Nachkommen des dritten Ektomerenduetts bei den Acoelen einzelne sich auch an der Parenchymbildung beteiligen, habe ich mir bis jetzt noch keine vollkommene Klarheit verschaffen können. Auch bei den Polykladen ist die gleiche Frage — Teilnahme des dritten Quartetts an der Produktion mesodermaler Elemente — noch unentschieden. Nicht minder auffällig ist endlich die Übereinstimmung in dem Verhalten der Makromeren nach Abspaltung des letzten Ektomerenduetts bzw. -quartetts. In beiden Gruppen teilen sie sich

<sup>1</sup> In dieser Bezeichnung steht  $n$  für die Blastomeren  $a$  und  $b$  bei den Acoelen, für die Blastomeren  $a-d$  bei den Polykladen.



um das Stadium 24 bzw. 40, um sodann bei den Polykladen das Entoderm, bei den Acoelen das zentrale verdauende Parenchym zu bilden. Nach den Mitteilungen des letzten Untersuchers der Polykladenentwicklung, SURFACE, soll bei *Planocera inquilina* von den aus der Teilung der vier Makromeren hervorgehenden acht Zellen nur eine einzige, 4d, den Darmkanal, sowie außerdem noch zwei Mesodermstreifen hervorbringen, während alle andern sieben Entomeren degenerieren, nachdem sie zum Teil vorher als Träger des Nahrungsdotters gedient hatten. Bei den Acoelen geht keine der von den Makromeren 3A und 3B sich ableitenden Zellen zugrunde, obwohl man in ihrer Umwandlung zu dem zentralen Syncytium die Anfänge einer Degeneration erkennen kann<sup>1</sup>. Ich werde bei weiterer Durchsicht meiner Präparate mein besonderes Augenmerk darauf richten, ob sich nicht vielleicht auch von den Entomeren der Acoelen noch mesoblastische Elemente abspalten. Kommt doch bei so weitgehender Übereinstimmung den Befunden bei der einen Gruppe auch für die andre ein zum mindesten heuristischer Wert zu.

Der eben durchgeführte Vergleich läßt meines Erachtens keinen Zweifel darüber bestehen, daß die auffällige Übereinstimmung der Entwicklungsvorgänge bei den Acoelen und Polykladen weder auf Zufälligkeiten noch auf einer »adaptiven Anpassung des Furchungstypus« an die gleichen äußeren, mechanischen Bedingungen beruhen kann, sondern daß es sich hier um den Ausdruck einer »wirklichen Homologie«, einer Stammesverwandtschaft handelt. Wenn es schon schwierig wäre, sich eine mechanische Erklärung dafür vorzustellen, warum hier wie dort das Ektoderm gerade in der Form von drei und nur von drei Quartetten bzw. Duetten gebildet wird, warum die gleichen Blastomeren hier wie dort die Mesoderm- und Entodermanteile liefern, und warum die Übereinstimmung des Furchungsablaufes sich auch in scheinbar ganz gleichgiltigen Einzelheiten sekundärer Natur äußert, so lassen sich diese für ähnliche Vergleichszwecke bereits des öfteren, u. a. auch von SURFACE und von KORSCHOLT-HEIDER<sup>2</sup> geltend gemachten Erwägungen jetzt noch durch ein weiteres wichtiges Argument ergänzen: die Zurückführung der Identität des Teilungsprozesses bei den Acoelen und Polykladen auf analoge, entwicklungsmechanisch bedingte Ursachen erscheint in unserm Falle deshalb gänzlich ausgeschlossen, weil diese Ursachen bei den Acoelen auf nur zwei, bei den Polykladen dagegen auf vier primäre Blastomeren einzuwirken hätten. Es ist nicht einzusehen, warum die

<sup>1</sup> Vgl. dazu auch GEORGÉVITCH l. c. p. 352 ff.

<sup>2</sup> KORSCHOLT-HEIDER, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil. 3. Liefg. 1909.

gleichen äußeren Ursachen auf äußerlich ganz verschiedene Substrate einwirkend Gleiches hervorbringen sollten. Die Übereinstimmung muß vielmehr in erblich fixierten Momenten ihren Grund haben, eine ancestrale Reminiszenz (WILSON) darstellen. Sie ist als ein Zeichen der phylogenetischen Verwandtschaft zwischen den Acoelen und Polykladen aufzufassen und beleuchtet damit gleichzeitig auch jene Beziehungen, die die moderne Cell-lineage-Forschung zwischen den Gruppen der Platoniden, Anneliden und Mollusken zu ermitteln am Werke ist.

Es erhebt sich zum Schlusse noch die schwierige Frage, in welcher Weise die ermittelten Beziehungen zwischen den Acoelen und Polykladen zu deuten sind, ob der Weg der Phylogenie von den Acoelen zu den Polykladen oder von den Polykladen zu den Acoelen führt. Dies so oft erörterte und noch immer ungelöste Problem spitzt sich für uns dahin zu: zu entscheiden, ob die Zweizahl der primären Blastomeren bei den Acoelen oder die Vierzahl bei den Polykladen das ursprüngliche Verhalten darstellt, ob man die Ableitung der einen Gruppe von der andern dadurch zu bewerkstelligen hat, daß man bei den Acoelen den Ausfall oder bei den Polykladen den Hinzutritt eines Teilungsschrittes als die Ursache dieser Differenz annimmt. Es ist unmöglich, diese Frage anders als an der Hand umfangreicher, vergleichend-entwicklungsgeschichtlicher Betrachtungen zu erörtern, wofür hier jedoch nicht der Platz ist. Ich möchte mir nur die Bemerkung gestatten, daß nach meiner Ansicht das primitivere Verhalten bei den Acoelen zu suchen ist. Dafür spricht auch der ganze übrige Entwicklungsverlauf dieser Formen, in dem nichts zu erkennen ist, was auf eine Rückbildung oder auf neotene Verhältnisse hindeutet. Speziell die Darmlosigkeit der Acoelen kann nicht durch sekundäres Verschwinden eines auf phylogenetisch jüngeren Stufen vorhandenen Darmes erklärt werden. Umgekehrt bieten dagegen die ontogenetischen Vorgänge bei der Bildung der Gastralhöhle der Polykladen die Möglichkeit, die Entstehung des Darmes aus einem kompakten verdauenden Syncytium abzuleiten: denn, wie die embryologischen Befunde von SURFACE ergeben haben, entwickelt sich das Lumen des Polykladendarms durch Degeneration und Einschmelzung einer Anzahl von Entomeren, die bei den Acoelen nicht zugrunde gehen, sondern im zentralen Parenchym dauernd erhalten bleiben.

#### Diskussion.

Herr ZIEGLER (Jena) bespricht die Ähnlichkeit und Unähnlichkeit mit der Furchung der Nematoden.

Herr MARTINI (Rostock) bemerkt, daß bei Nematoden nur die der Zelle 3A entsprechende Zelle Entoderm hervorgehen läßt, während die in den Bildern 3B entsprechende Zelle nur ekto- bzw. mesodermale Zellen bildet. Es läßt sich die Ähnlichkeit in den Bildern gewisser Stadien (4—16) nur als äußerlich ansehen.

Herr BRESSLAU bemerkt, daß er die Frage, ob die äußern Ähnlichkeiten mit dem Furchungsprozeß der Nematoden, die im Verlauf der ersten Teilungen bei *Convoluta* zweifellos zutage treten, auf Homologien oder Analogien beruhen, einstweilen noch nicht für diskutierbar hält. Dagegen ist dem Gesagten hinzuzufügen, daß die Verhältnisse der Acoelenentwicklung gewisse Berührungspunkte mit den eigentümlichen Vorgängen in der Ontogenie der Rhabdocoelen darbieten und daher vielleicht geeignet sind, auch diese dem Verständnis näher zu bringen.

---

Vortrag des Herrn V. FRANZ (Helgoland):

**Versuch einer biologischen Würdigung des Vogelauges.**

(Mit 2 Figuren.)

Ich erlaube mir, Sie heute mit einem Teil meiner Studien am Vogelauge bekannt zu machen. Angeregt wurden diese Studien durch ein wertvolles Material, das ich der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft und namentlich dem Manne verdanke, der heute leider nicht mehr in unsrer Mitte weilt: FRITZ RÖMER.

Eine der Untersuchung besonders bedürftige Frage erschien mir von Anfang an die nach dem Akkommodationsapparat des Vogelauges, nachdem die außerordentlich klaren Darlegungen von BEER neuerdings Widerspruch erfahren hatten. Ich gab mich von Anfang an der Hoffnung hin, durch die morphologische Untersuchung auch über den Vorgang der Akkommodation zu einiger Klarheit zu kommen (ein Weg, den beim Vogelauge schon BRÜCKE [1846] ging), und die Hoffnung hat mich nicht getäuscht.

Ich beginne daher mit der Darstellung des Akkommodationsmechanismus, wie er sich nach meinen Untersuchungen ergibt, muß allerdings hinsichtlich der ausführlichen Begründung mancher Punkte auf die später erscheinende definitive Publikation verweisen.

Die morphologische Untersuchung des Gegenstandes ist makroskopisch wie mikroskopisch außergewöhnlich schwierig. Für die makroskopische Prüfung sind die Objekte meist zu klein, um die Einzelheiten erkennen zu lassen, namentlich wenn man sich auf die Betrachtung von Durchschnitten durchs Auge beschränkt, wie bisher hauptsächlich geschehen. Im Mikrotomschnitt aber erkennt man oft



nicht das normale Verhalten, weil irgend ein zufällig getroffenes Gefäß oder ein Nervenast das Bild sofort modifiziert. Männer wie HEINRICH MÜLLER, BEER, HEINE sind zu Vorstellungen gekommen, die ich für unrichtig halten muß. Ich wäre zu keiner bestimmten Meinung gekommen, hätte ich nicht die Möglichkeit gehabt, die Betrachtung der Schnitte mit der makroskopischen Präparation zu verbinden. Denn ein ganz klares Bild ist nur dann zu erhalten, wenn man es unternimmt, die fraglichen, sämtlich zirkulär angeordneten Teile räumlich, ringförmig zu präparieren, so daß ein Muskel, der im Schnitt als schmaler Streifen erscheint, als breites, meridional-faseriges, muskulöses Ringband vor dem Beobachter liegt.

Die Zahl der intraokularen Muskeln, welche man bisher für die Linsenakkommodation des Vogelauges verantwortlich machen wollte, ist nicht gering, es sind ihrer vier:

1. der Sphincter iridis,
2. der CRAMPTONSche Muskel,
3. der MÜLLERSche Muskel,
4. der BRÜCKESche Muskel.

1. Der Sphincter iridis (*sph*) soll an der Peripherie der Iris eine besondere Portion aufweisen, die bei der Kontraktion der Pupille auf die Linse einen Druck ausübt. Eine solche Portion muß ich nun aber bestimmt leugnen, vielmehr ist der Sphincter iridis eine einheitliche Muskelmasse, und ich muß sagen, ich habe nichts gefunden, weswegen ich genötigt wäre, ihm eine andre als eine einheitliche Funktion, die der Pupillenverengerung, zuzuschreiben.

2. Der CRAMPTONSche Muskel (*cr*) entspringt am Innenrande der Sklera, cum grano salis gesagt: am Skleraknochen (*kn*), (von dem er jedoch noch durch sehniges Skleragewebe getrennt ist). Er inseriert in die innere Lamelle der Hornhaut. Hiernach ist seine Beteiligung an der Hornhautakkommodation klar: er ruft durch seine Kontraktion die durch BEER experimentell erwiesene Verminderung der Hornhautkrümmung an der Peripherie der Hornhaut, mithin eine Verstärkung der Krümmung in ihren Zentralkteilen hervor, was eine Verstärkung der Lichtbrechung bedeutet. Ebenso klar ist für mich auch der Sachlage nach, daß er auf die Linsenakkommodation ohne Einfluß ist (gegen BEER).

3. Der MÜLLERSche Muskel (*m*) verbindet die Innenseite des CRAMPTONSchen Muskels (*cr*) mit einer weiter proximal gelegenen Stelle des Corpus ciliare (*c.c*). Sein Punktum fixum — seine Linea fixa — kann nur an der Innenseite des CRAMPTONSchen Muskels gesucht werden, denn andernfalls könnte er nicht auf die Linse wirken. Tatsächlich entspringt er an einer Bindegewebsschicht, die den CRAMP-

TONschen Muskel innen umkleidet, und in welcher sich der CRAMP-TONSche Muskel wie in einer Hülse bewegt. Sein Punktum mobile hat also den BRÜCKESchen Muskel am Corpus ciliare. Durch seine Kontraktion muß er also das Corpus ciliare parallel der Sklera anziehen. HESS hat ihn neuerdings treffend *Protractor corporis ciliaris* genannt. Da am Corpus ciliare die Linse befestigt ist, so bewirkt er die Linsenakkommodation.

Er allein bewirkt diese. Der BRÜCKESche Muskel, der fast denselben Verlauf haben, nur weiter proximal, an der Sklera, entspringen soll, würde zwar genau dieselbe Wirkung haben wie der MÜLLERsche

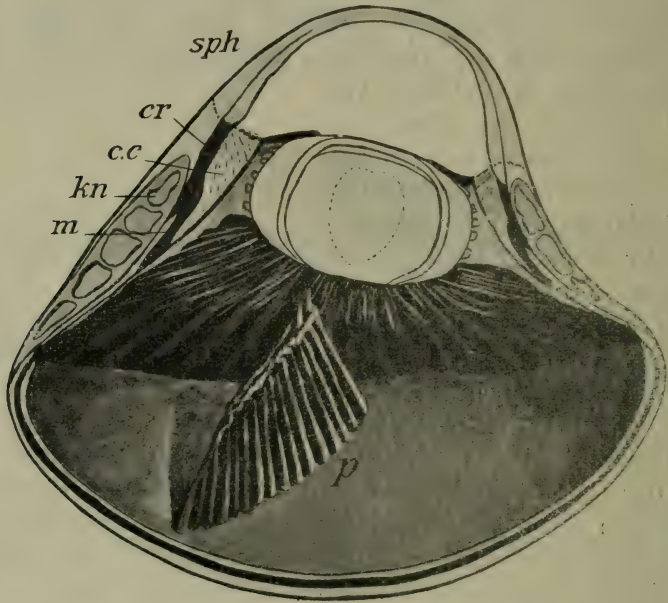


Fig. 1.

Muskel, es existiert aber nach meinen Untersuchungen das, was man heute als BRÜCKESchen Muskel oder BRÜCKESche Portion des Ciliarmuskels bezeichnet, gar nicht. Ich sehe mich hiermit im Gegensatze zu vielen. BRÜCKE hat wohl den Ciliarmuskel am Eulenaugen, an welchem er nach meinen Erfahrungen äußerst schwach ausgebildet und ungemein schwer erkennbar ist, und am Kasuarauge ziemlich richtig dargestellt, nur möchte ich nach meinen Beobachtungen an vielen Augen, u. a. am Straußenaugen vermuten, daß er für Kasuare den Ursprung des Muskels zu weit proximal angibt. HEINRICH MÜLLER beschrieb bei *Falco* völlig richtig den Ciliarmuskel (sog. MÜLLERschen Muskel), außerdem aber will er eine, den

BRÜCKESchen Angaben entsprechende Portion gefunden haben. Ich fand diese weder bei *Falco*, noch bei *Aquila*, noch bei sonst einem Vogel<sup>1</sup>. Das dichte Sichanschmiegen des MÜLLERSchen Muskels an die Sklera, künstliche Verzerrungen des Faserverlaufs, zufällige Aufteilung des Muskels durch einen Nervenstamm, das etwa mögen die Ursachen sein, die viele veranlaßt haben, außer der MÜLLERSchen Portion noch eine BRÜCKESche Portion des Ciliarmuskels zu erblicken, eine Portion, welche dem von BRÜCKE für's Eulenaugen beschriebenen Muskel entspräche. Für die Funktion ist übrigens die Frage, ob beide Muskeln oder nur einer vorhanden, durchaus unerheblich, weil ja beiden höchstens ein und dieselbe Funktion zufiele.

BRÜCKE bezeichnete seinen Muskel als Tensor chorioideae. Diese Funktion kann aber weder dem BRÜCKESchen, noch dem MÜLLERSchen Muskel zufallen, weil das Corpus ciliare, bevor es in die Chorioidea übergeht, an der Sklera ganz fest haftet und zwar, wie zuerst HESS hervorhebt, durch ein aus glänzenden, sehr elastischen Fasern bestehendes Band (*lg* in Fig. 2).

Der Zug des Muskels kann sich vielmehr nur auf das Corpus ciliare beschränken, welches damit, wie schon gesagt, auf die Linse wirkt.

Die Muskulatur des Linsenakkommodationsapparates im Vogelaugen besteht also nur in einem einzigen Muskel, sie ist also viel einfacher, als bisher immer beschrieben.

Hingegen sind die übrigen Teile des Apparates viel komplizierter als bisher beschrieben.

Offenbar ist für den Effekt der Akkommodation das Wesentliche, daß das Corpus ciliare der Linse genähert wird.

Auch im menschlichen Augen wird durch die Kontraktion des Ciliarmuskels das Corpus ciliare der Linse genähert. Die Folge ist, daß die Linse, die ja mit den Zonulafasern am Corpus ciliare hängt, sich vermöge ihrer elastischen Spannung der Kugelform nähern kann (HELMHOLTZ).

Wie verhält sich dagegen das Vogelaugen?

Die Linse ist in ihm nicht nur 1. an den Fasern der Zonula zinnii (xx) befestigt, sondern auch 2. an den Ciliarfortsätzen.

1. Insoweit sie in die Zonulafasern eingespannt ist, muß sie durch die Annäherung von deren Ursprüngen — des Corpus ciliare — eine Entspannung erfahren. Sie unterliegt also zum Teil einer Wirkung, die der im Menschaugen nahe kommt, die der HELMHOLTZschen

<sup>1</sup> Ich glaube, ich würde nur Verwirrung anrichten, wenn ich den sogenannten MÜLLERSchen Muskel deshalb als BRÜCKESchen Muskel bezeichnen wollte, weil BRÜCKE ihn, den einzigen Ciliarmuskel, vor MÜLLER gesehen hat.



Theorie entspricht und die noch von BEER als die ausschließliche angenommen wurde.

2. Die Tatsache, daß die Linse auch an den Ciliarfortsätzen befestigt ist, wurde bis zum Jahre 1909 (wo HESS' Arbeit erschien) von allen Physiologen übersehen, nur der Morphologe C. RABL hat ihr Rechnung getragen und kam schon vor mehr als zehn Jahren zu dem wohlbegründeten, wenn auch noch hypothetischen Schlusse,

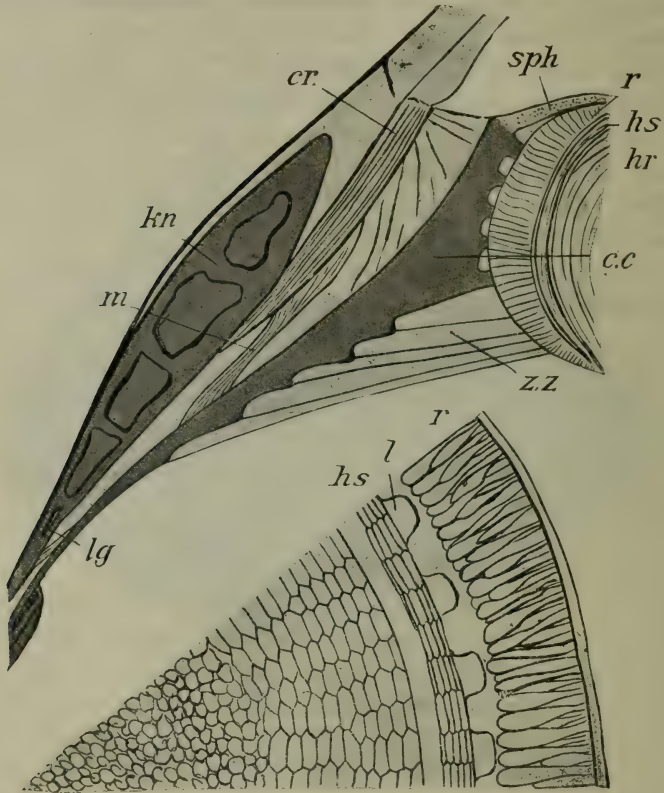


Fig. 2.

aufdaß die Ciliarfortsätze die Linse einen Druck ausüben. Tatsächlich ist bei der von mir beschriebenen Gruppierung der Muskulatur diese Annahme ganz unumgänglich.

Während also im Säugerauge nur eine Wirkung auf die Linse ausgeübt wird, erfolgen im Vogelauge zwei solche: das Vogelauge hat, gegenüber dem Säugerauge, eine Zutat.

Daß mit dieser Zutat auch diejenige Zutat, die wir an der Linse

im wohlbekannten Ringwulst (*r*) finden, zusammenhängt, ist eine einwandfreie, schon vergleichend-anatomisch begründete Annahme<sup>1</sup>.

Wir kommen aber jetzt zu Teilen, wo wir den Mechanismus nicht mehr ganz genau, sondern nur andeutungsweise erschließen können.

Der Ringwulst kommt, weil hinter der Iris gelegen, optisch nicht in Betracht, dagegen ist er durch seinen radiärfaserigen Bau geeignet, den von den Ciliarfortsätzen ausgeübten Druck auf die nach innen von sich gelegenen Teile zu übertragen. Es fragt sich, was für eine Wirkung wird der Druck auf die nach innen vom Ringwulst gelegenen Teile zur Folge haben?

Außer einer bloßen Formveränderung kommt wahrscheinlich noch etwas andres zustande.

An den Ringwulst schließt sich nämlich nach innen nicht sogleich die Hauptfasermasse der Linse an. Vielmehr ist überall zunächst eine dünne Schicht von relativ wenigen Linsenfaseren gesondert vorhanden. Sie umschließen die Hauptfasermasse in Form einer Schale, daher gebe ich ihnen den Namen Hüllschale (*hs*).

Bei *Motacilla* habe ich durch Linsenquerschnitte festgestellt — und das Faktum ist wahrscheinlich allgemeiner vorhanden — daß der Hüllschale außen meridionale Leisten (*l*) aufsitzen. Ich muß zugeben, daß ich mir über den Entstehungsmodus der Leisten im unklaren bin. Sie sind homogen — nicht zellig —, also wohl ein Sekretionsprodukt. Zu den Fasern der Hüllschale, deren jede je eine Zelle ist, stehen sie in keiner unmittelbaren Lagebeziehung. Die Fasern des Ringwulstes sezernieren zwar, aber ihr Sekret erfüllt den Raum zwischen Ringwulst und Hüllschale, und es ist schwer vorstellbar, wie aus der formlosen Sekretmasse die geformten Gebilde entstehen sollen. Aber die Leisten werden sicher von funktioneller Bedeutung sein.

Zieht man alles in Betracht, so scheint mir folgende Annahme nahe zu liegen. Die Leisten werden dazu dienen, ein Seitwärtsabgleiten der Ringwulstfasern zu verhüten, sobald der akkommodative Druck erfolgt.

Die Hüllschale selbst wird als Gleitbahn für die Hauptmasse der Linse dienen. Ich vermute also, daß bei der Akkommodation die Hauptmasse der Linse in der Hüllschale sei es distad, sei es proximad rutscht. Der Raum für diese Bewegung dürfte vorhanden sein, denn fast immer fand ich an den konservierten Linsen einen Hohl-

<sup>1</sup> Wie alle Figuren dieser vorl. Mitteilung, so ist ganz besonders die der Linse von *Motacilla* schematisiert: die Linse besteht in Wirklichkeit aus relativ viel feineren Fasern.

raum (*hr*) zwischen dem distalen Ende der Hauptfasermasse und der Hüllschale.

Die soeben ausgesprochene Vermutung mag vielleicht falsch sein, sicher ist sie unzulänglich, denn ich kann es nicht wagen, zu entscheiden, in welcher Richtung die angenommene Bewegung erfolgt.

Aber jedenfalls sehen wir aus der Auffindung der Hüllschale und der ihr aufsitzenden Leisten, daß die Vogellinse noch ein sehr viel komplizierterer Mechanismus ist, als man bisher wußte, und daß noch keine physiologische Untersuchung in allem ihrer Gestaltung Rechnung getragen hat.

In diesem Zusammenhang möchte ich auch erwähnen, daß die Zentralfasermasse, durch ihre weiße Farbe im konservierten Präparat leicht kenntlich, meist von sehr bestimmter Form ist: bald oval, bald mit proximaler oder distaler Konkavität. Es soll aber mehr eine topographische als eine physiologische Bezeichnung sein, wenn ich die Zentralfasermasse unter dem Namen Zentrallinse von der Hauptlinse unterscheide.

Von rein morphologischen Untersuchungen ausgehend, bin ich zur Erörterung physiologischer Fragen gekommen. Ich habe genau auseinander gesetzt, inwieweit ich die physiologischen Schlüsse für bindend halte und inwieweit nicht.

Ein Urteil darüber, ob ich mich in diesen Grundlagen der weitergehenden Schlüsse täusche oder nicht, braucht von der Zukunft nicht abgewartet zu werden, es ist schon gefallen, und zwar durch eine bereits erwähnte, physiologische Arbeit von HESS 1909. Ich erhielt ein Separatum dieser Arbeit vom Verfasser, vermutlich noch vor dem Erscheinen des Heftes des Arch. f. Augenheilkde., am 17. II. '09, elf Tage nachdem ich ein definitives Manuskript<sup>1</sup> an Herrn Prof. SPENGLER abgesandt hatte.

Meine Arbeit enthält noch manches andre als die Analyse des Akkommodationsvorganges. Aber auch in diesem Teile glaube ich an dem Manuskript keine Änderung mehr vornehmen zu sollen, da es entschieden von Interesse ist, daß ich unabhängig zu Ergebnissen kam, die mit denen von HESS übereinstimmen, von denen der früheren Untersucher aber ganz wesentlich abweichen.

Die Erörterung einiger Hauptergebnisse der HESSschen Arbeit wird nicht nur der Stütze meiner Anschauungen dienen, sondern ich will damit dem ausgezeichneten Ophthalmologen auch gern die Priorität in den fraglichen Punkten ausdrücklich zugestehen. Das Ver-

<sup>1</sup> Erscheint in den Zoolog. Jahrbüchern, Abt. f. Anatomie.



hältnis der HESSschen Ergebnisse, soweit sie hier in Betracht kommen, zu den meinen möchte ich so ausdrücken: in einigen Punkten herrscht durchaus Übereinstimmung, in einem Punkte herrscht Abweichung, endlich gibt es Gebiete, die weder HESS noch mir ganz zugänglich waren.

Übereinstimmung herrscht darin, daß auch HESS die akkommodative Druckwirkung der Ciliarfortsätze — nicht annimmt, sondern sie sah, zum ersten Male erweist. Ferner weist HESS nach, daß die Ursprünge der Zonulafasern sich bei der Akkommodation der Linse nähern. Es liegt offenbar gar kein Widerspruch zwischen HESS' und meinen Angaben vor, wenn HESS hervorhebt, es käme nie zu einer wirklichen Erschlaffung der Zonula. Die Übereinstimmung erstreckt sich auch auf die Auffassung von den die Linse umgebenden Teilen des Akkommodationsapparates und ihren Bewegungen: wie ich schon sagte, kann ich den von HESS vorgeschlagenen Namen *Protractor corporis ciliaris*, statt *Tensor chorioideae*, bereitwillig annehmen; dagegen ist der CRAMPTONSche Muskel nach HESS, wie nach mir, an der Linsenakkommodation unbeteiligt.

Abweichung besteht über die Frage der Mitwirkung der Iris. HESS nimmt eine solche an. Noch bin ich nicht davon überzeugt, daß diese Angabe von HESS, die zu jener BEERS im Widerspruch steht, das Richtige trifft. Doch ein bestimmtes Urteil darüber, ob HESS nicht bei der Resektion der Iris zugleich das Ligamentum pectinatum zerstört hat, in welchem Falle die Linsen schon der Kugelform zustreben, die Wirkung der elektrischen Reizung also vermindert ausfallen muß, steht wohl nur dem zu, der HESS' Versuche wiederholt hat.

Die Gebiete, auf welchen weder HESS noch ich zur völligen Klarheit kamen, sind die der feineren Eigentümlichkeiten der Linse. Über den Ringwulst äußert sich Verf. ähnlich wie ich. Die Hüllschale mit ihren eigenartigen Leisten kannte er noch nicht. Es sei noch hervorgehoben, daß wir der HESSschen Arbeit noch viele interessante Aufschlüsse über die vergleichende Physiologie und Morphologie des Akkommodationsvorganges bei Vögeln und Reptilien verdanken.

Um zur biologischen Würdigung des Vogelauges überzugehen, so möchte ich hier jetzt darauf hinweisen, daß wir in fast allen den Teilen des Akkommodationsapparates der Vögel nicht nur gegenüber den »niederen« Wirbeltieren, sondern auch gegenüber den Säugetieren Zutaten finden, und zwar in physiologischer, wie in morphologischer Hinsicht.

Schon der Akkommodationsbreite dürfen wir gedenken. Wohl alle Vögel können ihr Auge sowohl auf unendlich, als auch auf große Nähe einstellen, und besonders bei den kleineren Vögeln, die bei der Nahrungssuche sehr nahe sehen müssen, ist eine größere Akkommodationsbreite als bei den meisten Säugetieren wahrscheinlich. Es macht wenig aus, wenn nach HESS bei Reptilien (Schildkröten) gelegentlich eine noch erheblichere Akkommodationsbreite gefunden wird als bei den Vögeln, mit denen bisher experimentiert wurde (zumal diese durchgehends zu den größeren Arten gehören). Wir werden sagen dürfen, daß die Klasse der Vögel im Durchschnitt die größte Akkommodationsbreite aufweist.

Daß ferner die Schnelligkeit der Akkommodation bei Vögeln größer ist als bei den andern Wirbeltieren, vermutete schon RABL nach biologischen Momenten — jeder wird ihm zustimmen —, BEER erschloß es aus der Tatsache, daß die Vögel eine quergestreifte Akkommodationsmuskulatur besitzen, HESS hat es neuerdings experimentell bewiesen.

Mit diesem Plus an Leistungen hängen die Zutate im morphologischen Bau natürlich zusammen.

Als einziges unter den Wirbeltieraugen verfügt das Vogelauge nicht nur über eine Linsenakkommodation, sondern auch über eine Hornhautakkommodation.

Was ferner die Linsenakkommodation betrifft, so sahen wir, daß sie nicht nur unter Entspannung, sondern außerdem unter Komprimierung der Linse zustande kommt.

Wahrheitsgetreu will ich hervorheben, daß, nach bisheriger Kenntnis des Säugerauges (d. h. nach fast ausschließlich am Menschen angestellten Beobachtungen) der Akkommodationsmuskel hier allerdings komplizierter gebaut ist als im Vogelauge. Hat aber HESS recht, daß auch der Irismuskel auf die Vogellinse einen Druck ausübt, so haben wir eine neue Zutat im Vogelauge.

An der Linse sind natürlich zu erwähnen: Ringwulst und Hüllschale mit ihren meridionalen Leisten.

Die Akkommodation ist es, die auch andern Teilen des Vogelauges den Stempel aufdrückt.

Irgendwie wird der knöcherne Sklerotikalring des Vogelauges mit der Akkommodation zu tun haben; in welcher Weise, darüber kann man vielleicht verschiedener Meinung sein.

Vor allem aber steht der Fächer im Auge der Vögel (Pecten, *p*) in Beziehung zur Akkommodation, wie schon RABL vermutete. Ich habe vor Jahresfrist in der Versammlung der Dtsch. Zool. Gesellschaft darüber vorgetragen, daß ich dieses äußerst merkwürdige Organ für

ein Sinnesorgan halte, das befähigt ist, die bei der Akkommodation entstehenden intraokularen Druckschwankungen zu empfinden.

Die Kompliziertheit und die Schnelligkeit der Akkommodation im Verein damit, daß das Vogelauge dieser Funktion sein eigenartiges Gepräge verdankt, berechtigen wohl zu dem Ausspruch, den ich bereits an andrer Stelle tat: das Vogelauge ist das Akkommodationsauge kat' exochen.

Es ist das der eine der Gesichtspunkte, von welchen aus ich meine heutigen Ausführungen überschrieb: Versuch einer biologischen Würdigung des Vogelauges.

Noch auf ein weiteres wollte ich hinweisen, etwas, wofür auch mit den Worten: biologische Würdigung des Vogelauges nicht der richtige Ausdruck gefunden ist.

Obwohl das Vogelauge nicht nur physiologisch, sondern besonders morphologisch vor allen andern Wirbeltieraugen viel voraus hat, hüte ich mich etwas vor dem naheliegenden Ausdruck: es ist das vollkommenste oder höchstentwickelte Auge; denn offenbar könnte ein Mensch mit einem Adlerauge wenig anfangen. Das Vogelauge ist, genau wie das Menschenauge, den erforderlichen Bedingungen, und nur diesen angepaßt; doch wird jedem klar sein, was ich meine.

Jedem wird auch die Vorstellung geläufig sein, daß in vielen Tiergruppen die »Organisationshöhe« des Auges der des Gesamtorganismus parallel zu gehen scheint. Beispiele sind erstens das gesamte Organismenreich, denn den Pflanzen fehlt, wenn auch nicht der Lichtsinn, doch das Auge; ferner die Mollusken, die Spinnen, wohl auch die Krebse, verschiedene Insektengruppen. Für das Geruchsorgan gilt die Regel durchaus nicht.

Andre Tiergruppen gibt es allerdings, bei welchen die Regel nicht zutrifft; so die Echinodermen, in der gewöhnlichen Reihenfolge: Asteroideen, Ophiurideen, Crinoideen, Echinoideen, Holothurien.

Für die Wirbeltiere trifft die Regel recht schön zu, wenn wir die Selachier mit Teleostiern, diese mit Amphibien (Frosch), diese mit Reptilien, sie mit den Vögeln vergleichen.

Aber wenn die Säugetiere höher stehen als die Vögel, so trifft sie nicht zu.

An diesem Punkte der Überlegungen drängt sich die Frage auf, ob es wirklich berechtigt ist, die Säugetiere über die Vögel zu stellen. Noch nie ist meines Wissens diese Frage gestellt worden, vielmehr ist immer das Gegenteil als selbstverständlich betrachtet worden. Hat die landläufige Anschauung tatsächlich die volle innere Berechtigung, mit der man in der Morphologie derartige Abschätzungen



vornehmen zu können glaubt? Oder sehen wir etwas in die Dinge hinein, was in Wahrheit nicht in ihnen liegt?

Ich gestehe, daß ich mich aus vielen Gründen versucht fühlen könnte, die Vögel für höher organisiert zu halten, als die Säuger. Ich glaube, ich brauche auf die zahllosen Eigentümlichkeiten, in denen der Organismus der Vögel weiter von der Norm des Wirbeltieres abweicht, als jener der Säugetiere, hier nicht genau einzugehen. Sie liegen im Kopfbau, im Körperbau, im ganzen Skelett, in der Hautbekleidung, im Zirkulationssystem, in den Atmungsorganen, in physiologischen und in phylogenetischen Momenten. Bindende Gegenbeweise finde ich nicht einmal im Urogenitalapparat, da die Vögel hier andre Wege einschlagen als die Säuger und da die Fortpflanzungsorgane, wenn man die sekundären Eihüllen mit hinzurechnet, bei Vögeln in verschiedener Hinsicht viel komplizierter gestaltet sind als bei Säugetieren.

Die Entwicklung des Gehirns liefert im ganzen wohl einen Gegenbeweis, besonders dann, wenn man speziell die Entwicklung des Großhirns betrachtet. Sie allein aber kann kaum aufkommen gegenüber den vielen für meine Darlegung sprechenden Beweisen.

Obwohl ich nun die Meinung, daß der Vogel höher entwickelt sei als das Säugetier, für so ganz paradox nicht halte, ist es doch nicht die meinige. Mein Urteil geht vielmehr dahin, daß wir uns aller derartigen Abschätzungen zu enthalten haben, weil sie durchgehends anthropozentrisch sind.

Die weitgehende Konsequenz dieses Schlusses ist, daß alle gleichzeitig lebenden Tiere nur auf eine Höhe gestellt werden können, z. B. auch Mensch und Amöbe, oder Mensch und Bacillus — wie Sie wollen. Stammbäume des Organismenreiches besagen also nur dann nicht mehr, als wirklich ist, wenn man sie paläontologisch konstruiert, d. h. wenn man gleichzeitig lebende Tiere prinzipiell auf gleiche Höhe stellt.

Mancher von Ihnen wird vielleicht schon Ähnliches durchdacht haben, doch bin ich mir nicht im Zweifel darüber, daß jeder, der ähnliche Überlegungen noch nicht durchgemacht hat, sich zu vielleicht lebhaftem Widerspruch angeregt fühlen wird, der mir durchaus erklärlich ist. Denn abgesehen davon, daß so allgemeine Sätze noch ausführlicher begründet werden müssen — ich habe es an anderer Stelle getan —, sind wir zu sehr an derartige Werturteile gewöhnt, als daß wir es leicht hätten, die uns umgebende Natur wertfrei, objektiv zu betrachten. Ich muß ja selbst gestehen, daß ich mich oft versucht fühle, die Vögel über die Säuger zu stellen.

Aber wenn ich bei einigen auch für heute mit der Ansicht Bei-

fall finde, daß der Mensch nicht das höchstentwickelte aller Tiere ist, daß in ihm nicht die Tierreihe gipfeln muß, daß dies alles nur anthropozentrischer Selbstbetrug ist, so wäre ja schon etwas erreicht.

Der Mensch ist durch die Naturforschung immer weiter herabgewürdigt worden: seine Erde steht nicht mehr im Zentrum der Welt, er ist nicht mehr das Lieblingskind des Schöpfers, er steht nicht mehr körperlich, nicht mehr geistig außerhalb des Tierreiches. Die anthropozentrische Denkweise hat ihm seit Menschengedenken einen höheren Platz angewiesen als er verdient, und sie tut dies auch heute noch.

HAECKELS Schriften, DARWINS »Abstammung des Menschen« und alle übrigen einschlägigen Werke sind bekanntlich ganz und gar durchzogen von der Meinung, daß nicht nur im Laufe der Zeiten niedere Formen sich zu höheren entwickeln — was man in der Mehrzahl der Fälle gelten lassen darf, wenn höher so viel wie differenzierter bedeuten soll —, sondern auch daß der Mensch den Endpunkt der gewaltigen, großen Reihe bilde. Wohl findet man hier und da bei den genannten Männern Annäherungen nach einer objektiveren Auffassung hin, die der meinigen ähnelt. Doch ist bisher durchaus nicht die anthropozentrische Ansicht überwunden, daß der Mensch die »höchst entwickelte Blüte« darstellt (HAECKEL im »Menschenproblem« 1908). Dies eben halte ich für irrtümlich, für a priori höchst unwahrscheinlich, und ich meine, daß auch in zahlreichen andern Fällen die Ausmerzungen der unwillkürlich angewandten, anthropozentrischen Irrtümer unsre Urteile über Hoch und Niedrig modifiziert, ja sie gegenstandslos macht. Jedes Wesen ist doch in seiner Art vollkommen. Darum glaube ich, daß die Gedanken, die ich heute nur kurz andeuten konnte, nicht ohne Belang sind für unsre zoologische Auffassung vom Organismenreich.

### Literatur.

1. BEER, TH., Studien über die Akkomodation des Vogelauges. Pflügers Archiv. Bd. 53. 1892.
2. FRANZ, V., Die Welt des Lebens in objektiver, nicht-anthropozentrischer Betrachtung. Leipzig (Joh. Ambros. Barth) 1907.
3. — Der Fächer im Auge der Vögel. Verh. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. 18. Jahresvers. 1908. Leipzig 1908.
4. — Das Pecten, der Fächer im Auge der Vögel. Biolog. Zentralblatt. Bd. 28. 1908.
5. HEINE, L., Physiologisch-anatomische Untersuchungen über die Akkomodation des Vogelauges. Graefes Archiv für Ophthalmologie. 44. Jahrgang. Bd. 45. 1898.

6. HESS, C., Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie und Morphologie des Akkommodationsvorganges. Arch. f. Augenheilkunde. Bd. 62. 1909.

7. MÜLLER, H., Über den Akkomodationsapparat im Auge der Vögel, besonders der Falken. Archiv für Optik. III. Auch abgedruckt in HEINRICH MÜLLERS gesammelten und hinterlassenen Schriften, Bd. I. Leipzig, W. Engelmann, 1872.

8. RABL, C., Über den Bau und die Entwicklung der Linse. II. Teil. Die Linse der Reptilien und Vögel. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 67. 1898.

Vortrag des Herrn A. BORGERT, nebst Demonstration:

### Über fettige Degeneration bei Radiolarien.

(Mit 13 Figuren.)

Die Beobachtungen, über die ich hier nur in aller Kürze berichten will<sup>1</sup>, machte ich gelegentlich meiner Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell bei *Aulacantha scolymantha* Haeckel. Zu einer gewissen Zeit fand ich unter meinem Material, und zwar gar nicht einmal ganz selten, in merkwürdiger Weise veränderte Exemplare der erwähnten Tripyleen-Art. Manche Individuen wiesen nämlich in ihrer Zentralkapsel eine oder mehrere blasenartige Bildungen auf, die in denjenigen Fällen, wo FLEMMINGSche Flüssigkeit oder andere osmiumhaltige Gemische zur Fixierung verwandt worden waren, zahlreiche mehr oder minder tief geschwärzte Kügelchen umschlossen. Die dunkeln Kügelchen, unter denen sich größere und kleinere befanden, zeigten sich stets peripher in einer Kugelschale unfern der Blasenwandung gelagert. War dagegen Eisessigsublimat zur Anwendung gekommen, so sah man zwar die Blasen erhalten, aber man vermiste in diesen Fällen die Einschlüsse in ihrem Innern. Bei derartig veränderten lebenden Tieren, wie sie mir allerdings leider nur zweimal zu Gesicht kamen, erschienen die sonst durch Osmiumsäure geschwärzten Kügelchen gelblich und stark lichtbrechend. Die angeführten Befunde, vor allen Dingen das Verhalten gegenüber den verschiedenen Reagentien ließen unzweideutig erkennen, daß es sich bei den erwähnten Einschlüssen um eine fettartige Substanz handelt. Doch will ich hierzu gleich noch bemerken, daß im vorliegenden Falle das Fett nicht, wie bei den Elaioplasten der Pflanzen oder der Ölkugel der koloniebildenden Radiolarien, an ein protoplasmatisches Substrat gebunden ist, denn die Fettkügelchen waren dort, wo eine Lösung stattgefunden hatte, gänzlich verschwunden, ohne eine Restsubstanz zu hinterlassen.

<sup>1</sup> Eine im Einzelnen ausführlichere Darstellung der Befunde wird im Archiv für Protistenkunde, Bd. 16, Heft 1 (S. 1—24, Taf. 1) erscheinen.



Je nach der Lage und der Zahl der vorhandenen Blasen bieten die Aulacanthen einen recht wechselnden Anblick dar; auch die Veränderungen, die der Radiolarienkörper durch das Auftreten der in Rede stehenden Bildungen im einzelnen erfährt, lassen Verschiedenheiten erkennen.

Gehen wir aus bei der Betrachtung der Erscheinungen von einem normalen Individuum, so sehen wir in Fig. A die hauptsächlichsten Bestandteile des Tieres im Bilde wiedergegeben: die Zentralkapsel mit dem vom Endoplasma umgebenen großen, bläschenförmigen Kern, der die charakteristische radiäre Anordnung der Chromatinzüge zeigt

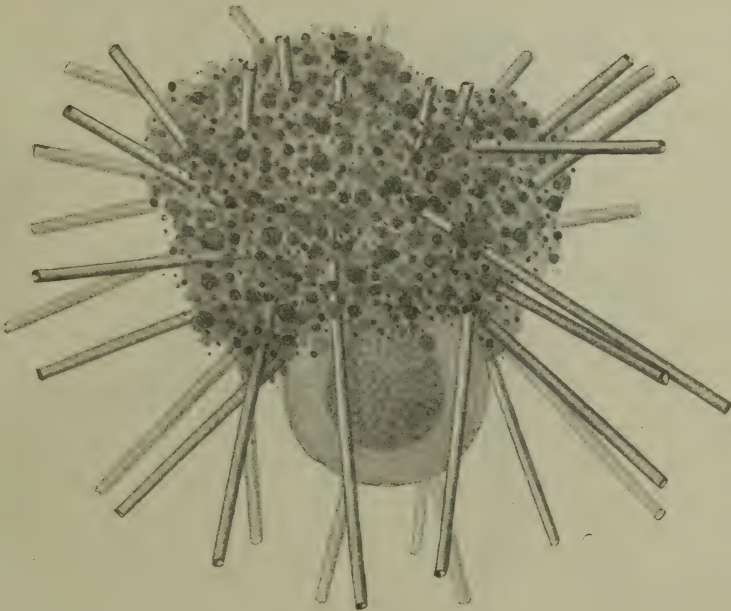


Fig. A.

und das Phaeodium, in dem die (in der Zeichnung abgebrochen dargestellten) Radialstacheln zusammenlaufen.

Die zweite Abbildung, Fig. B, gibt die gleichen Teile einer *Aulacantha* wieder, bei der eine einzelne große Blase vorhanden ist, die hier die Stelle des Kernes in der Zentralkapsel einnimmt.

Mehrere, und zwar fünf Blasen weist die in Fig. C abgebildete Zentralkapsel auf und in Fig. D endlich haben wir ein Exemplar mit zwölf derartigen Bildungen im Innern der Zentralkapsel vor uns. In den beiden letzteren Fällen gehören die Blasen dem Endoplasma an. Auf die Strukturveränderungen, die dieses wie auch der Kern erleidet, komme ich sogleich zu sprechen, es sei an

dieser Stelle nur noch auf die Erweiterung hingewiesen, die die Zentralkapsel durch das Auftreten einer größeren Zahl solcher Fettblasen erfährt.

Betrachten wir zunächst einen Fall genauer, bei dem nur eine Blase mit Fettkügelchen entwickelt ist, die ihre Lage neben dem Kern im Endoplasma hat. Zwei solche Zentralkapseln sind in Fig. *E* und *F* zur Darstellung gebracht. Besonders verweise ich auf die letztere Figur, der ein mit Eisessigsublimat fixiertes Exemplar zugrunde liegt. Hier befindet sich die Blase im oralen Teile der Zentralkapsel, etwas seitlich gelagert unfern der Hauptöffnung. Die

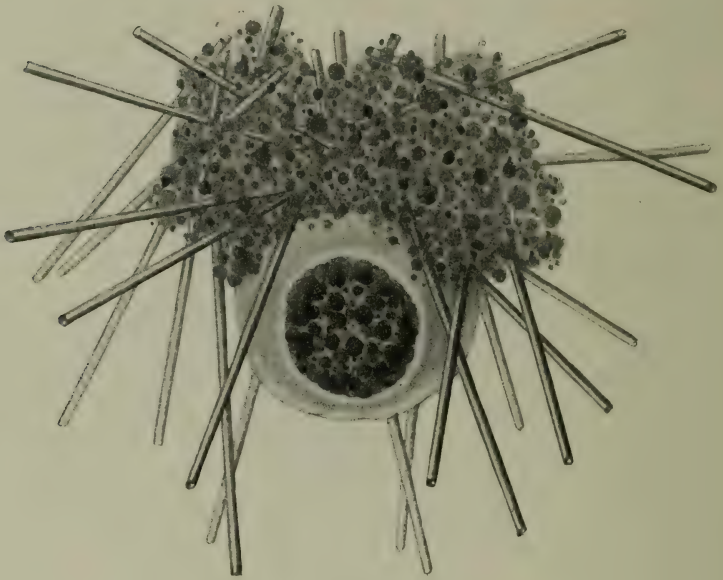


Fig. *B*.

Fettkügelchen sind gelöst, sodaß die Blase selbst ohne Einschlüsse erscheint. Der Kern der *Aulacantha* ist durch den Druck der Blase auf die Seite gedrängt und deformiert, er hat die Form eines einseitig eingebeulten Gummiballes angenommen.

Alle Einzelheiten treten deutlicher an Schnittbildern hervor, wie ein solches in Fig. *G* wiedergegeben ist. Die Blase mit den Fettkügelchen liegt im oberen Teile des Bildes. Wir sehen sie von einer dicken Membran nach außen zu abgeschlossen, die durch Farbstoffe kräftig tingiert wird. Bei dem lebenden Tiere ist offenbar der Hohlraum, soweit er nicht von den Fettkügelchen eingenommen wird, von einer wässerigen Flüssigkeit erfüllt. An Schnittpräparaten waren nicht einmal Gerinnselbildungen sichtbar. Was den Kern betrifft, so

zeigt er, abgesehen von der durch die Druckwirkung der Blase hervorgerufenen Gestaltsveränderung im übrigen noch deutlich den typischen Bau.

Ähnlich liegen die Dinge in dem Falle, den Fig. *H* zur Anschauung bringt, nur daß hier zwei auf entgegengesetzten Seiten des Kernes gelegene Blasen vorhanden sind. Die Folgen ihrer Anwesenheit machen sich an dem Kern in der starken Abflachung, bzw. Einbuchtung an den betreffenden Stellen bemerkbar, die auch hier auf den seitens der Blasen ausgeübten Druck zurückzuführen ist. Sonst ist sowohl am Kern wie auch an dem Endoplasma keine wesentlichere

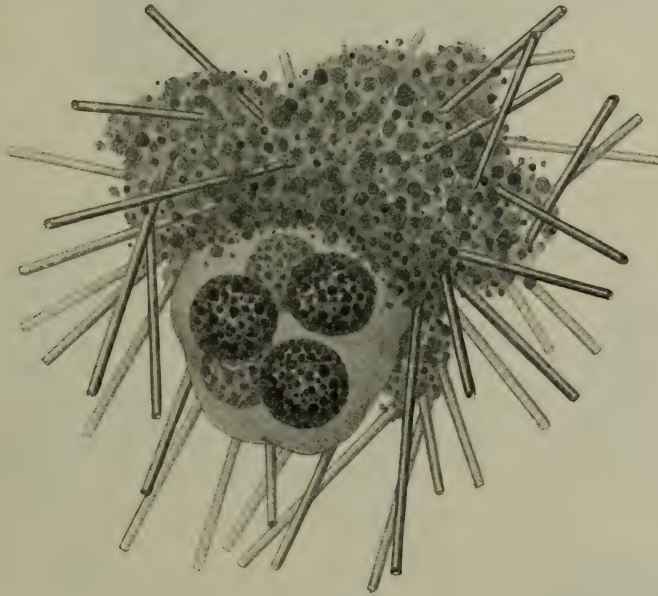


Fig. *C*.

Veränderung zu bemerken, nicht allein die Lamellenbildungen der Hauptöffnung erscheinen unverändert, auch die Parapyten, deren eine rechts unten in der Figur sichtbar ist, und die feineren Differenzierungen in der Umgebung des Bulbus zeigen noch ihr ursprüngliches Aussehen.

Wo die Blasenbildung im Endoplasma einen höheren Grad erreicht, sehen wir an den Bestandteilen der Zentralkapsel sich wesentliche Veränderungen vollziehen. Einen Fall dieser Art illustriert Fig. *I*. Der Kern ist in Zerfall geraten, an seiner Stelle finden wir eine große Vacuole mit spärlichen krümelig-faserigen Restteilen, zu denen sich hier und da noch ein dichteres und etwas stärker färbbares Chromatinkügelchen gesellt. Auch das Endoplasma



zeigt sich stark in Mitleidenschaft gezogen. Es ist aufgelockert und zu einer fast körnig erscheinenden Masse umgewandelt. Von den Differenzierungen an den Kapselöffnungen sind jetzt nur noch geringe Spuren nachweisbar.

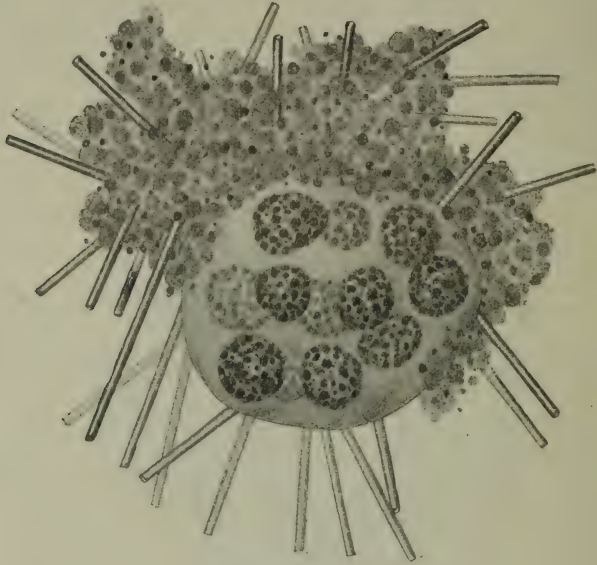


Fig. D.

Die weiteren Veränderungen führen nun dazu, daß die letzten Überbleibsel des zugrunde gehenden Kernes bald vollständig ver-

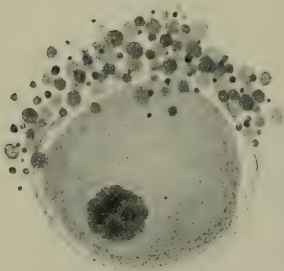


Fig. E.

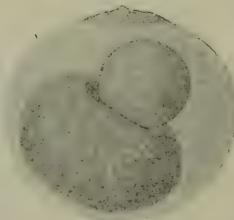


Fig. F.

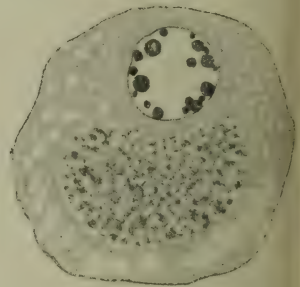
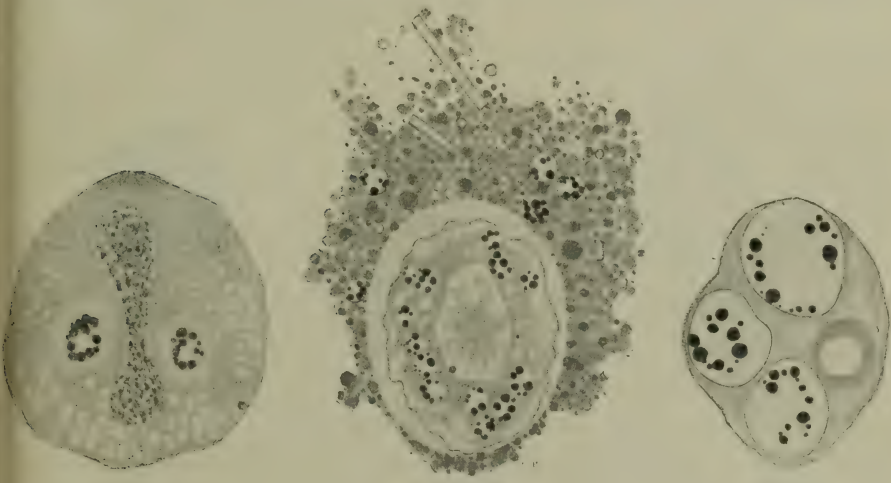


Fig. G.

schwinden und ebenso gerät auch das die Blasen umgebende Protoplasma mehr und mehr in Auflösung, so daß schließlich nur noch die Membran der Zentralkapsel ein Auseinanderfallen der Teile verhindert. Einen Schnitt durch eine solche Zentralkapsel gibt Fig. K wieder.

Fassen wir nun diejenigen Fälle etwas näher ins Auge, bei denen eine Blase mit Fettkügelchen an Stelle des Kernes selbst auftritt (vgl. Totalbild Fig. *B*), so gewahren wir hier gewisse Besonderheiten im Bau der Blase. Bei der Betrachtung eines Schnittes, wie ein solcher in Fig. *L* dargestellt ist, fällt zunächst das Vorhandensein einer doppelten Hüllmembran auf, die die Blase gegen die umgebenden Endoplasmamassen abschließt. Offenbar haben wir es bei der inneren feineren Schicht mit der Kernmembran zu tun, während die derbere äußere Hülle eine Bildung des Endoplasmas ist und der Membran der vorerwähnten Blasen entspricht. Es kommt weiter aber noch hinzu, daß der Hohlraum der Blase außer den Fettkügelchen auch noch eine geringe Menge protoplasmatischer Substanz

Fig. *H*.Fig. *I*.Fig. *K*.

umschließt, die sich einseitig der Wandung angelagert findet und in die ich stets ein kleines stärker färbbares, aus Resten der chromatischen Kernbestandteile gebildetes Kügelchen eingelagert fand. Diese Dinge sind aus dem Schnittbild Fig. *M* ersichtlich, wo allerdings die infolge der Vorbehandlung in Auflösung geratenen Fettkügelchen fehlen. Die Figur läßt gleichzeitig aber auch den weiteren Verlauf der Veränderungen erkennen, die sich an der Zentralkapsel vollziehen. Das Endoplasma, das in Fig. *L* bereits deutliche Anzeichen des Zerfalls, starke Auflockerung und ein körniges Aussehen aufweist, hat sich auf dem späteren Zustand der Fig. *M* zu einer dünnen unregelmäßigen Schicht reduziert. Auch die derbe Membran der Zentralkapsel ist verschwunden und statt ihrer bedeckt ein äußerst feines Häutchen die Protoplasmaschicht an ihrer Oberfläche.

Endlich kommt es sogar zu einem vollständigen Schwund der Endoplasmamassen, so daß wir jetzt die doppelwandige Blase mit ihren Fettkügelchen und den erwähnten Kernresten im Innern frei im Skeletthohlraum der *Aulacantha* liegen finden. Diesen Entwicklungszustand der Blase führt uns die Totalabbildung Fig. N vor Augen.

Allein, nicht nur Endoplasma und Kern werden von Veränderungen der geschilderten Art betroffen, es vollziehen sich unter Umständen auch ganz ähnliche Umwandlungen am Ectoplasma, indem auch in diesem Teile des Körpers Blasen mit Fettkügelchen auftreten können.

Einen Fall dieser Art illustriert Fig. I, bei der man innerhalb der Phäodiummassen fünf mit Fettkügelchen erfüllte Blasen bemerkt.



Fig. L.



Fig. M.

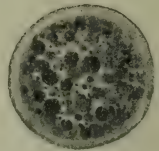


Fig. N.

Dabei ist jedoch zu erwähnen, daß das Auftreten dieser Gebilde im Ectoplasma nicht etwa einen besonders weit vorgeschrittenen Zustand im Prozeß der Blasenbildung bezeichnet, vielmehr fand ich solche Differenzierungen im Ectoplasma gelegentlich auch dort, wo der Inhalt der Zentralkapsel erst geringe Grade der Veränderung aufwies.

Es fragt sich nun vor allen Dingen, welche Deutung diese Zustände zu erfahren haben mögen. Zunächst läge der Gedanke wohl nicht ganz fern — wenigstens, wenn man die Umwandlungen des Kernes allein in Betracht zieht — daß es sich um Vorgänge handelt, die in irgend einer Beziehung zur Fortpflanzung, beziehungsweise zur Ausbreitung der Art, stehen. Man könnte annehmen, daß der Kernrest einen funktionsfähig bleibenden Nukleus darstelle und die Fettkügelchen einen Schwebapparat oder Reservestoffe für die späterhin entstehenden Schwärmer bilden.

Diese Annahme kann jedoch ernstlich kaum in Frage kommen, sobald wir auch die am Endoplasma und ebenso am Ectoplasma



sich abspielenden ganz ähnlichen Prozesse ins Auge fassen, die im ersteren Falle zu einem völligen Untergang des Kernes führen. So bleibt uns bei Betrachtung der Gesamtheit der Erscheinungen wohl nur die Erklärung, daß die geschilderten Veränderungen des Aulacanth-Körpers als degenerative Prozesse, als Vorgänge fettiger Entartung zu deuten sind.

Wenn nun auch die fettige Degeneration des Zellplasmas eine wohlbekannte Erscheinung ist, die unter den verschiedenartigsten Umständen auftritt, so bietet dieser Vorgang in unserm Falle doch gewisse bemerkenswerte Besonderheiten dar. Im Gegensatz zu der Regel nämlich, daß das Fett in Form minimaler Körnchen erscheint und nur selten zusammenfließende größere Tropfen zur Beobachtung gelangen, traf ich bei *Aulacantha* nur ein einziges Mal jene feine, mehr staubartige Verteilung an.

Vor allen Dingen aber fällt die Zusammenlagerung der Fettkügelchen in Nestern auf, die sich mit einer derben Membran umgeben. So bietet sich uns ein von einem diffusen Entartungsvorgange verschiedenes Bild, indem wir einzelne Degenerationsherde entstehen sehen, die zur Entwicklung cystenartiger Gebilde Veranlassung geben. Der Kern wird dabei nur sekundär in Mitleidenschaft gezogen; er geht schließlich zugrunde durch die Schädigungen, die die protoplasmatischen Teile der Zelle erfahren.

Was nun die primäre Degeneration des Kernes betrifft, so sind Erscheinungen solcher Art an und für sich nichts neues; so kann — um nur ein paar Fälle zu erwähnen — die Vernichtung des Kernes mit der Entstehung von Kristalloiden im Zusammenhange stehen, oder es kann ein Chromatinschwund in Verbindung mit Glykogenbildung zu beobachten sein. Besonders auch aus der Reihe der Protozoen wären zahlreiche Fälle der Kerndegeneration anzuführen. Ich erinnere hier beispielsweise an die Beobachtungen R. HERTWIGS über physiologische Kerndegeneration unter Riesenkernebildung bei *Actinosphaerium*.

Als Bestandteil des Kernes, bzw. als Umwandlungsprodukt seiner Substanzen, nannte ich eben schon das Glykogen; auch über das Vorkommen von Fett im Zellkern liegen Notizen vor. Ich habe die darauf bezüglichen Angaben CARNOYS bisher nicht nachprüfen können; hinsichtlich der von HAECKER aus dem Tripyleenkern beschriebenen »Fetträubchen« glaube ich jedoch angeben zu können, daß es sich hierbei nicht um Fett, sondern um die von mir als »Paranukleinkügelchen« angesprochenen Gebilde handelt.

Bei degenerativen Prozessen sehen wir dann auch weiter Pigment aus den Substanzen des Kernes hervorgehen. Eine fettige

Entartung des Kernes, bei der, wie bei *Aulacantha*, von geringen Spuren abgesehen, das ganze Kernmaterial in Fett umgewandelt wird, ist jedoch, soviel ich weiß, bis heute sonst nicht beobachtet worden.

Aber auch insofern noch sind die bei *Aulacantha* zu beobachtenden Erscheinungen der Degeneration von Interesse, als wir hier das Verhalten einer kernlosen Zelle beobachten können, die nicht etwa durch äußere Eingriffe ihres Kernes beraubt worden ist, sondern die, im übrigen unverletzt, durch innere Vorgänge diesen wichtigen Bestandteil verloren hat. Augenscheinlich vermag die Zelle auch nach Untergang des Kernes sich noch längere Zeit am Leben zu erhalten. Das ist daraus zu schließen, daß selbst bei kernlos gewordenen Individuen die lose zusammengefügt und bei dem Tod des Tieres leicht auseinanderfallenden Skelettstücke die äußere Form der *Aulacantha* noch gut bewahrt zeigten konnten.

Schließlich wäre noch die Frage zu erörtern, auf welche Ursachen die in Rede stehenden Degenerationserscheinungen zurückzuführen sein mögen. Hier sind zur Zeit allerdings nur Vermutungen möglich. Ich halte es für am wahrscheinlichsten, daß das Eintreten der geschilderten Veränderungen auf innere Ursachen zurückzuführen ist und daß diese in den Vorgängen der Fortpflanzung zu suchen sind, vielleicht in dem Versagen der regulatorischen Prozesse, mit deren Bestehen ich mich in meinen »Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, Teil II« näher beschäftigte. Vorausgesetzt, daß diese Annahme zutrifft, würden hier demnach Erscheinungen vorliegen, in denen die Folgen gewisser Störungen des inneren Gleichgewichtes, einer ungünstigen Gestaltung des Verhältnisses der einzelnen Körpersubstanzen zu einander, zum Ausdruck kommen.

#### Diskussion.

Herr WOLTERECK

fragt an, ob die Kernsubstanz restlos bei dem Auftreten der Fettkugeln zugrunde geht. Für den Fall nämlich, daß eine spätere Regeneration des Kernapparates und damit ein Weiterleben der Radiolarien nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden kann, könnte die beschriebene Erscheinung auch ökologisch von großer Bedeutung sein. Die Fettkugeln (deren gleichmäßige Ausbildung und regelmäßige Anordnung in einigen Präparaten des Herrn Vortragenden ins Auge fällt) würden dazu dienen, die Radiolarien aus tieferen Wasserschichten in mehr oberflächliche hinaufzutragen, ähnlich wie die Fetttropfen im Entoderm von Siphonophorenlarven (*Velella*) nachweislich dazu dienen, ein passives Hinaufwandern aus der Tiefsee an

die Oberfläche zu bewirken. — Periodische, mit der Fortpflanzung in Zusammenhang stehende Vertikalwanderungen sind ja auch bei Radiolarien durch BRANDT u. a. bekannt geworden.

Herr BORGERT:

Die Möglichkeit, daß es sich bei der Entstehung der Fettkügelchen um die Bildung von Reservestoffen oder auch eines hydrostatischen Apparates handle, habe ich in meiner ausführlicheren Mitteilung im Archiv für Protistenkunde ebenfalls berührt. Ich glaube aber doch nicht eine spätere Regeneration des Kernes annehmen zu sollen. In denjenigen Fällen, wo die Blasen mit Fettkugeln im Endoplasma entstehen, geht der Kern restlos zugrunde; vor allen Dingen enthalten auch die Blasen dann keinerlei Kernbestandteile.

Allerdings könnte noch die Frage aufgeworfen werden, ob die im Endoplasma, und ebenso im Ectoplasma sich bildenden Fettkügelchen vielleicht als Umwandlungsprodukt aus dem Kern ausgetretenen Chromatins, dessen Auswanderung zum Untergange des Kernes führt, anzusehen seien. Demgegenüber ist zu bemerken, daß lokalisierte, färbbare Massen irgend einer besonderen Substanz, aus der das Fett entstanden sein könnte, im Ectoplasma gar nicht, und im Endoplasma nur ein einziges mal beobachtet wurden. Ein solches Bild findet sich in meiner ausführlicheren Schilderung der Befunde (Taf. I, Fig. 15) dargestellt. Gerade in diesem Falle aber boten sich in der feinen staubartigen Verteilung der minimalen Fettkörnchen besondere Verhältnisse dar.

Ich möchte nicht annehmen, daß den sonst allgemein so ähnlichen Erscheinungen eine ganz verschiedene Bedeutung zukäme, je nachdem, ob sie sich am Endoplasma, am Ectoplasma oder am Kern abspielen.

Herr GOLDSCHMIDT

weist auf vergleichbare Befunde bei Geschlechtszellen von Metazoen hin.

Im Anschluß an die Vorträge wurden noch Demonstrationen gehalten:

Herr GOLDSCHMIDT (München): Eischale, Dotterzellen und Hüllmembran der Trematoden als Erläuterung zu dem gehaltenen Vortrag.

Herr STEINMANN (Basel): Künstliche Doppelbildungen an Planarien.

Herr BORGERT (Bonn): Fettige Degeneration bei Radiolarien.



Herr C. RICHTERS (Marburg):

Zur Organogenese bei der Regeneration von *Linckia*.

Zur Demonstration gelangte eine größere Anzahl abgeschnürter Arme in den verschiedenen Stadien ihrer Regeneration, beginnend mit dem noch unverheilten, erst frisch abgeworfenen Arm, abschließend mit der typischen Kometenform. Als Ergänzung waren zwei Tafeln mit mikrophotographischen Aufnahmen von Armen gleicher Stadien aufgelegt. Weiter war ein einzelner Seestern aufgestellt, der neben einem normalen Arm vier Arme zeigte, von denen Stücke abgeschnürt waren. Bemerkenswert war an diesem Exemplar, daß an einem der Arme, der schon abgeschnürt hatte, ein deutlicher Ansatz zu einer zweiten Abschnürung vorhanden war. Neben diesen makroskopischen Präparaten lagen noch zwei Exemplare von *Linckia* auf, die das Vorhandensein von zwei Aftern zeigen sollten. Bei beiden Exemplaren traten die Afteröffnungen schon durch ihre hellere Färbung hervor. Bei dem einen Tier lagen die Madreporenplatten und die After normal und zwar interradianal und zu Seiten des ursprünglichen, nicht regenerierten Armes. Das andre Exemplar zeigte eine anormale Lagerung der Madreporenplatten, die auf dem Rücken des ursprünglichen Armes dicht aneinandergerückt gelagert waren. Die mikroskopischen Präparate zeigten sowohl die paarige Anordnung der After, als auch das paarige Auftreten von Madreporenplatten und Steinkanal. Ein weiteres Präparat zeigte, daß die Anlage des Steinkanals an einem regenerierten Arm nicht seitwärts, sondern an dem oberen Ende der Abbruchstelle, stattgefunden hatte. Das Vorhandensein zweier Steinkanäle an einem regenerierten Arm vor Anlage der After wurde durch ein weiteres Präparat erläutert.

Herr H. LEYPOLDT (Marburg):

Transplantationsversuche an Lumbriciden.

A. Hauttransplantation an Lumbriciden.

Es wurden zunächst einige konservierte Tiere demonstriert, an denen Transplantationsversuche mit Stücken des Hautmuskelschlauches gemacht worden waren. Die übertragenen Stücke sind unverändert geblieben.

1. Homoplastische Transplantation eines Hautstückes vom Schwanz von *Lumbricus herculeus* auf das Kopfstück (5.—8. Körperring) von *Lumbricus herculeus*.

Alter: 14 Monate 15 Tage,

Größe des übertragenen Stückes

Länge: 7 mm, Breite 4 mm.

2. Homoplastische Übertragung eines Hautstückes vom Schwanze von *Allolobophora terrestris* auf das Kopfstück (8.—10. Segment) von *Allolobophora terrestris*.

Alter: 10 Monate 7 Tage

Größe:

Länge: 4 mm, Breite 2 mm.

3. Übertragung (heteroplastische) eines Hautstückes vom Schwanze von *Lumbricus herculeus* auf das Kopfstück (7.—9. Segment) von *Allolobophora terrestris*.

Alter: 11 Monate 13 Tage,

Länge: 4 mm, Breite 3 mm.

4. Demonstration von zwei homoplastischen Transplantationen von *Allolobophora terrestris* auf *Allolobophora terrestris*. Die übertragenen Stücke waren um 90° in der Horizontalebene gedreht worden, so daß die Segmentgrenzen der übertragenen Stücke senkrecht wider die Segmentgrenzen der Unterlage stießen. Dabei waren Regulationen der Segmentgrenzen der transplantierten Stücke eingetreten, die später noch genauer beschrieben werden sollen:

1. Tier. Alter: 10 Tage 10 Monate,  
Länge: 4 mm, Breite 4 mm.

2. Tier. Alter: 10 Monate 10 Tage,  
Länge: 3 mm, Breite 4 mm.

Ferner wurden Schnitte durch ein Versuchstier gezeigt, an dem folgendes Experiment vorgenommen worden war: In die Körperregion des noch nicht entwickelten Clitellums von *Lumbricus herculeus* wurde ein Stück von *Lumbricus rubellus* übertragen. Während das Clitellum sich allmählich entwickelte, blieb das übertragene Stück unverändert. Die Schnitte beweisen das vollkommen.

Alter: 9 Monate 1 Tag.

Demonstration von Schnitten durch folgendes Versuchstier: Auf eine Wunde in den Segmenten 21—24 von *Lumbricus herculeus* war ein Stück des noch nicht entwickelten Clitellums von *Lumbricus herculeus* übertragen worden. Während das Tier heranwuchs, entwickelte sich das übertragene Stück zu einem typischen Clitellum. Die Schnitte zeigen, daß hier wirklich das transplantierte Stück sich zu einem typischen Clitellum umgewandelt hat, und daß es sich scharf gegen das umgebende Gewebe absetzt.

Alter: 8 Monate 16 Tage.

## B. Kopfregeneration nach Transplantation bei Lumbriciden.

1. Demonstration von Schnitten durch zwei Köpfe, die nach Transplantation eines kleinen, aus vier Segmenten bestehenden

Stückchens in umgekehrter Richtung am aboralen Pol des übertragenen Stückes entstanden waren (Versuche RUTTLOFFS).

2. Demonstration von Schnitten durch drei Köpfe, die nach Aufpflanzung von kleinen Körperstücken aus dem ersten Wurmdritteln in normaler Richtung auf ein nur weniger Kopfsegmente beraubtes Tier, anstelle eines heteromorphen Schwanzes regeneriert worden waren.

---

Der Herr Vorsitzende schloß die Versammlung mit einem Dank an die Frankfurter Herren für die gewährte liebenswürdige Gastfreundschaft.

Das gemeinsame Mittagessen und der Ausflug nach der Saalburg bildeten den Abschluß der ausgezeichnet besuchten und sehr anregend verlaufenen Versammlung.

---



## Berichtigung und Ergänzung.

In dem Vortrag des Herrn Simroth über den Ursprung des Liebespfeils muß es heißen:

S. 249, Z. 4 von oben, statt »blasse« »blaue«.

---

Auf S. 348 ist vor dem Schluß der Versammlung nachzutragen, daß am Nachmittag des 3. Juni unter der freundlichen Leitung des Herrn Direktor Dr. Priemel eine Besichtigung des Zoologischen Gartens stattfand, dessen Verwaltung den Teilnehmern der Versammlung während deren Dauer in höchst entgegenkommender Weise freien Eintritt gewährt hatte. Von den vielen interessanten Objekten des Tierbestandes erregte das neu eingerichtete Warmhaus für Reptilien und tropische Fische ganz besonderes Interesse.

1897

1. 1st of Jan. 1897

2. 1st of Feb. 1897

3. 1st of Mar.

4. 1st of Apr.

5. 1st of May

6. 1st of June

7. 1st of July

8. 1st of Aug.

9. 1st of Sept.

10. 1st of Oct.

11. 1st of Nov.

# Statuten

der

## Deutschen Zoologischen Gesellschaft

mit den Beschlüssen der Versammlungen vom 9. April 1894, vom 29. Mai 1896,  
vom 10. Juni 1897, vom 11. August 1901 und vom 2. Juni 1909.

### § 1.

Die »Deutsche Zoologische Gesellschaft« ist eine Vereinigung auf dem Gebiete der Zoologie tätiger Forscher, welche den Zweck verfolgt, die zoologische Wissenschaft zu fördern, die gemeinsamen Interessen zu wahren und die persönlichen Beziehungen der Mitglieder zu pflegen.

### § 2.

Diesen Zweck sucht sie zu erreichen

- a) durch jährlich einmal stattfindende Versammlungen zur Abhaltung von Vorträgen und Demonstrationen, zur Erstattung von Referaten und zur Besprechung und Feststellung gemeinsam in Angriff zu nehmender Aufgaben.
- b) durch Veröffentlichung von Berichten und anderen, in ihrem Umfange vom Stande der Mittel der Gesellschaft abhängigen gemeinsamen Arbeiten.

### § 3.

Die Mitglieder der Gesellschaft sind ordentliche und außerordentliche.

Ordentliches Mitglied kann jeder werden, der als Forscher in irgend einem Zweige der Zoologie hervorgetreten ist.

Außerordentliches Mitglied kann jeder Freund der Zoologie und der Bestrebungen der Gesellschaft werden, auch wenn er sich nicht als Forscher betätigt hat. Die außerordentlichen Mitglieder haben in allen Angelegenheiten der Gesellschaft nur beratende Stimme.



## § 4.

Anmeldungen zur Mitgliedschaft nimmt der Schriftführer entgegen. Von der erfolgten Aufnahme durch den Vorstand macht er dem Betreffenden Mitteilung. Der Vorstand entscheidet in zweifelhaften Fällen, ob die Bedingungen zur Aufnahme erfüllt sind.

## § 5.

Jedes Mitglied zahlt zu Anfang des Geschäftsjahres, welches mit dem 1. April beginnt und mit dem 31. März endet, einen Jahresbeitrag von zehn bzw. fünf Mark (s. § 12 Abs. 3) an die Kasse der Gesellschaft<sup>1</sup>.

Die Jahresbeiträge können durch eine einmalige Bezahlung von einhundert Mark abgelöst werden.

Wer im Laufe eines Geschäftsjahres eintritt, zahlt den vollen Jahresbeitrag.

Mitglieder, welche der Gesellschaft mindestens 10 Jahre angehört und während dieser Zeit jährlich einen Beitrag von 10 Mark entrichtet haben, können für die Zukunft ihre Beiträge durch eine einmalige Zahlung von fünfzig Mark ablösen.

## § 6.

Der Austritt aus der Gesellschaft erfolgt auf Erklärung an den Schriftführer oder durch Verweigerung der Beitragszahlung.

## § 7.

Die Geschäfte der Gesellschaft werden von einem Vorstande versehen. Derselbe besteht aus:

- 1) einem Vorsitzenden, welcher in den Versammlungen den Vorsitz führt und die Oberleitung der Geschäfte hat,
- 2) drei stellvertretenden Vorsitzenden, welche in schwierigen und zweifelhaften Fällen der Geschäftsführung gemeinsam mit den beiden anderen Vorstandsmitgliedern durch einfache Stimmenmehrheit entscheiden,
- 3) einem Schriftführer, welcher die laufenden Geschäfte besorgt und die Kasse der Gesellschaft führt; er wird nach Ermessen des Vorstandes honoriert.

## § 8.

Die Amtsdauer des Vorstandes erstreckt sich auf zwei Kalenderjahre.

<sup>1</sup> Zu zahlen an die Filiale der Mitteldeutschen Kreditbank in Gießen, Hessen.

Während ihrer Amtszeit ausscheidende Vorstandsmitglieder werden vom Vorstande auf die Restzeit der Amtsdauer durch Zuwahl ersetzt.

#### § 9.

Der Schriftführer ist unbeschränkt wieder wählbar. Der Vorsitzende kann nach Ablauf seiner Amtszeit während der nächsten zwei Wahlperioden nicht wieder Vorsitzender sein.

#### § 10.

Die Wahl des Vorstandes geschieht durch Zettelabstimmung der ordentlichen Mitglieder. Die Aufforderung dazu, sowie der Vorschlag des Vorstandes für das Amt des Schriftführers, haben rechtzeitig durch den Vorstand zu erfolgen.

Die Wahl geschieht in der Weise, daß jedes Mitglied bis zum 31. Dezember seinen Wahlzettel an den Vorsitzenden einsendet. Zettel, welche nach dem 31. Dezember eingehen, sind ungültig. Der Wahlzettel muß enthalten: 1) einen Namen für das Amt des Vorsitzenden und 2) drei Namen für die Ämter seiner drei Stellvertreter; 3) einen Namen für das Amt des Schriftführers. Diejenigen Mitglieder, auf welche die meisten Stimmen fielen, sind zum ersten bzw zweiten und dritten stellvertretenden Vorsitzenden gewählt.

Bei Stimmengleichheit für zwei oder mehrere der Gewählten entscheidet über deren Reihenfolge das Los.

Lehnen einer oder mehrere der Gewählten die Annahme der Wahl ab, so ist sofort für die Stelle der Ablehnenden eine Ersatzwahl anzuordnen, die innerhalb 6 Wochen vorzunehmen ist.

Das Wahlergebnis stellt der Vorsitzende in Gegenwart eines oder mehrerer Mitglieder der Gesellschaft fest; es wird unter Angabe der Stimmzahlen im Vereinsorgan bekannt gemacht.

#### § 11.

Der neugewählte Vorstand übernimmt die Leitung der Geschäfte, sobald seine Wahl entsprechend den Vorschriften des § 10 vollzogen ist. Bis dahin bleibt der frühere Vorstand im Amt.

#### § 12.

Die Jahres-Versammlung beschließt über Ort und Zeit der nächstjährigen Versammlung. In Ausnahmefällen, wenn unüberwindliche Hindernisse das Stattfinden der Versammlung an dem von der vorjährigen Versammlung beschlossenen Orte oder zu der von ihr festgesetzten Zeit unmöglich machen, kann der Vorstand beide bestimmen.

Die Vorbereitung der Versammlungen und die Einladung dazu besorgt der Vorstand. Er bestimmt auch die Dauer der Versammlungen.

Über jede Versammlung wird ein Bericht veröffentlicht. Von diesem erhält jedes Mitglied, welches einen Jahresbeitrag von 10 Mark entrichtet oder gemäß § 5 Abs. 3 die Jahresbeiträge durch eine einmalige Zahlung abgelöst hat, ein Exemplar unentgeltlich.

### § 13.

Die Jahresbeiträge dienen zunächst zur Bestreitung der Unkosten, welche aus den in den vorhergehenden Paragraphen aufgeführten Geschäften erwachsen.

Das Übrige wird auf Antrag des Vorstandes und nach Beschluß der Jahresversammlung im Sinne des § 2, unter b, verwendet.

### § 14.

Der Rechnungsabschluß des Geschäftsjahres wird von dem Schriftführer der Jahresversammlung vorgelegt, welche auf Grund der Prüfung der Rechnung durch zwei von ihr ernannte Revisoren Beschluß faßt.

### § 15.

Als Organ für alle geschäftlichen Veröffentlichungen der Gesellschaft dient der »Zoologische Anzeiger«.

### § 16.

Anträge auf Abänderung der Statuten müssen mindestens zwei Monate vor der Jahresversammlung eingebracht und spätestens einen Monat vor der Jahresversammlung den Mitgliedern besonders bekannt gemacht werden. Zur Annahme solcher Anträge ist  $\frac{2}{3}$ -Majorität der Anwesenden erforderlich.

### § 17.

Wird ein Antrag auf Auflösung der Gesellschaft gestellt, so ist er vom Vorsitzenden zur schriftlichen Abstimmung zu bringen. Die Auflösung ist beschlossen, wenn  $\frac{3}{4}$  aller Mitglieder dafür stimmen. Die darauf folgende letzte Jahresversammlung entscheidet über die Verwendung des Gesellschaftsvermögens.

---



## Verzeichnis der Mitglieder 1909/1910<sup>1</sup>.

\* = Lebenslängliches Mitglied.

### A. Ordentliche Mitglieder.

1. Abel, Dr. Othenio, Universitäts-Professor . . . . . Wien XIII, Jenullgasse 2.
2. \*Agassiz, Professor Alex. . . . . Cambridge, Mass., Museum of  
Comp. Zoology, Harvard College.
3. \*v. Apáthy, Professor Dr. St. . . . . Kolozsvár (Klausenburg).
4. Apstein, Professor Dr. C. . . . . Kiel, Gerhardstr. 90.
5. Augener, Dr. Hermann, Volont. Assist. . . . . Zoolog. Institut Göttingen.
6. Assmuth, P. Jos., S.J. St. Xaviers College . . . . . Bombay.
7. Balss, Dr. H., Assistent am Zool. Museum . . . . . München.
8. Baltzer, Dr. F. . . . . Würzburg, Zoolog. Institut.
9. \*Barthels, Dr. phil. Ph. . . . . Königswinter a/Rh., Hauptstr.
10. Bergh, Professor Dr. R. . . . . Kopenhagen, Malmögade 6.
11. \*Bergmann, Dr. W. . . . . Eigenheim bei Wiesbaden.
12. Berndt, Dr. Wilh., Abteilungsvorsteher am  
Zoolog. Institut . . . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43.
13. \*Blanchard, Professor Dr. Raphael . . . . . Paris, 226 Boulev. St.-Germain.
14. \*Blasius, Geh. Hofrat Professor Dr. W. . . . . Braunschweig, Gaußstr. 17.
15. \*Blochmann, Professor Dr. Fr. . . . . Tübingen.
16. Böhmig, Professor Dr. L. . . . . Graz, Morellenfeldg. 33.
17. \*Borgert, Professor Dr. A. . . . . Bonn, Kaufmannstr. 45.
18. Börner, Dr. C. . . . . St. Julien bei Metz.
19. \*Böttger, Professor Dr. O. . . . . Frankfurt a/M., Seilerstr. 6.
20. \*Boveri, Professor Dr. Th. . . . . Würzburg.
21. \*Brandes, Professor Dr. G., Direktor des  
Zoolog. Gartens . . . . . Halle a/S., Luisenstr. 3.
22. \*Brandt, Professor Dr. K. . . . . Kiel, Beseler Allee 26.
23. \*Brauer, Professor Dr. Aug., Direktor des Zoo-  
logischen Museums. . . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43.
24. Braun, Geh. Regierungsrat, Professor Dr. M. . . . . Königsberg i/Pr., Zoolog. Museum.
25. Bresslau, Dr. Ernst, Privatdozent . . . . . Straßburg i/E., Zool. Institut.
26. Brühl, Dr. L., Privatdozent . . . . . Halle a/S., Zool. Institut.
27. v. Brunn, Dr. M. . . . . Hamburg, Naturhistor. Museum.
28. \*Bütschli, Geh. Rat Professor Dr. O. . . . . Heidelberg.
29. \*v. Buttel-Reepen, Dr. H. . . . . Oldenburg, Gr.
30. \*Chun, Professor Dr. C., Geheimrat . . . . . Leipzig, Zoolog. Institut.

<sup>1</sup> Abgeschlossen am 15. Juni 1909.

31. Collin, Dr. Anton. . . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43,  
Museum für Naturkunde.
32. Cori, Prof. Dr. C. J., Zoolog. Station . . . . . Triest, Passeggio S. Andrea.
33. \*Dahl, Professor Dr. Fr. . . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43,  
Museum für Naturkunde.
34. \*v. Dalla Torre, Professor Dr. K. W. . . . . Innsbruck, Claudiastr. 6 II.
35. Daudt, Dr. Wilhelm, Oberlehrer . . . . . Mainz, Bingerstr. 15.
36. Deegener, Dr. P. . . . . Berlin, N. 4, Invalidenstr. 4<sup>o</sup>,  
Zoolog. Institut.
37. Demoll, Dr., Privatdozent u. Assistent am  
Zoolog. Institut. . . . . Gießen.
38. Dingler, Dr. Max . . . . . Würzburg, Marcusstraße 9 I.
39. \*Döderlein, Professor Dr. L. . . . . Straßburg i/E., Illstaden 30.
40. Doflein, Professor Dr. Franz, Konservator an  
der Zool. Staatssammlung . . . . . München.
41. Dohrn, Geh. Reg.-Rat Professor Dr. A. . . . . Neapel, Zoologische Station.
42. Dohrn, Dr. Reinhard . . . . . Neapel, Zoologische Station.
43. \*Dreyer, Dr. Ludw. . . . . Wiesbaden, Schubertstr. 1.
44. \*Driesch, Dr. Hans . . . . . Heidelberg.
45. Duncker, Dr. G. . . . . Hamburg, Naturhistor. Museum.
46. \*Eckstein, Professor Dr. K. . . . . Eberswalde bei Berlin.
47. Ehlers, Geh. Reg.-Rat Professor Dr. E. . . . . Göttingen.
48. Eisig, Professor Dr. H. . . . . Neapel, Zoologische Station.
49. Escherich, Dr. K., Professor an der Forst-  
akademie . . . . . Tharandt.
50. \*Field, Dr. Herbert H. . . . . Zürich-Neumünster.
51. Fischer, Professor Dr. G., Inspektor des Kgl.  
Naturalienkabinetts . . . . . Bamberg.
52. \*Fleischmann, Professor Dr. A. . . . . Erlangen.
53. \*Fraisse, Professor Dr. P. . . . . Jena, Sellierstr. 6 II.
54. \*Franz, Dr. Viktor . . . . . Helgoland, Biol. Station.
55. Freund, Dr. Ludwig, Privatdozent u. Assistent  
am K. K. Tierärztlichen Institut der  
Deutschen Universität . . . . . Prag II, Taborgasse 48.
56. Friederichs, Dr. Karl, Hauptgeschäftsführer  
des Fischereivereins für die Provinz  
Brandenburg . . . . . Berlin W. 62, Lutherstr. 47.
57. \*Friese, Dr. H. . . . . Schwerin i/M., Kirchenstraße,  
Friesenhaus.
58. Fritze, Dr. Ad., Abteilungsdirektor d. Museums Hannover, Rumannstr. 13.
59. \*Fullarton, J. H. . . . . Edinburgh, Fishery Board of  
Scotland.
60. Gerhardt, Dr. Ulrich, Privatdozent . . . . . Breslau, Zoolog. Institut.
61. Giesbrecht, Dr. W. . . . . Neapel, Zoologische Station.
62. Glaue, Dr. Heinrich, Korvetten-Kapitän a. D. Marburg i/H., Zoolog. Institut.
63. Goldschmidt, Dr. R., Privatdozent u. Assistent  
am Zool. Institut . . . . . München, Alte Akademie.
64. \*Goette, Professor Dr. A. . . . . Straßburg i/E., Spachallee.
65. Gough, Dr. L., Assistent am Transvaal Mus. Pretoria.
66. \*v. Graff, Hofrat Professor Dr. L. . . . . Graz, Attemsgasse 24.

67. \*Grobben, Professor Dr. C. . . . . Wien XVIII, Anton-Frankg. 11.
68. Gross, Dr. Jul. . . . . Neapel, Zoolog. Station.
69. Gruber, Professor Dr. A. . . . . Freiburg i/B., Stadtstr. 3.
70. Grünberg, Dr. K. . . . . Zool. Museum Berlin N., Invalidenstr. 43. [Berlin-Pankow, Podbielskistr. 2, I].
71. Gruner, Dr. Max. . . . . Grunewald b/Berlin, Königsallee.
72. \*de Guerne, Baron Jules . . . . . Paris, rue de Tournon 6.
73. Guiart, Dr. J. . . . . Paris, 19 rue Gay-Lussac.
74. Günther, Dr. Konrad, Privatdozent . . . . Freiburg i/Br., Karlspl. 36.
75. \*Häcker, Professor Dr. V. . . . . Halle a. S., Zoolog. Institut.
76. Haempel, Dr. Oskar, Assistent an der K. K. Landwirt. Chem. Versuchsstation Abt. für Fischerei . . . . . Wien II, Trunner Str. 3.
77. Hagmann, Dr. Gottfried . . . . . Bischweiler i/E.
78. Haller, Professor Dr. B. . . . . Heidelberg, Gaisbergstr. 68.
79. Hamann, Professor Dr. O. . . . . Steglitz b. Berlin.
80. \*Hamburger, Dr. Clara, Assistent am Zoolog. Institut Heidelberg.
81. Hammer, Dr. Ernst . . . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43, Zoolog. Institut.
82. v. Hanstein, Professor Dr. R. . . . . Gr.-Lichterfelde b. Berlin, Karlstraße 40.
83. Harms, Dr. W., Assistent am Anatom. Inst. Bonn a/Rh.
84. Hartert, Dr. Ernst, Zoolog. Museum . . . . Tring, Herts., England.
85. \*Hartlaub, Professor Dr. Cl. . . . . Helgoland, K. Biolog. Anstalt.
86. Hartmann, Dr. M., Institut für Infektionskrankheiten. . . . . Halensee-Berlin, Kronprinzen-damm 10.
87. Hartmeyer, Dr. Robert . . . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43, Zool. Museum.
88. Hasse, Geh. Med.-Rat Professor Dr. C. . . . Breslau, Anatom. Institut.
89. \*Hatschek, Professor Dr. B. . . . . Wien IX, Maximilianplatz 10.
90. \*Heider, Professor Dr. K. . . . . Innsbruck, Falkstr. 14.
91. v. Heider, Professor Dr. Arthur R. . . . . Graz, Maifredygasse 2.
92. Hein, Dr. W., Wissenschaftl. Mitglied der K. Bayr. Biolog. Versuchsstation für Fischerei . . . . . München, Prinz-Ludwigshöhe.
93. \*Heincke, Professor Dr. Fr., Direktor der K. Biolog. Anstalt . . . . . Helgoland.
94. Heine, Ferdinand, Amtsrat . . . . . Kloster Hadmersleben, Reg.-Bez. Magdeburg.
95. Heinroth, Dr. O. . . . . Berlin W. 62, Garten, Kurfürstenstr. 99.
96. Heller, Professor Dr. C. . . . . Innsbruck, Tempelstr. 10.
97. \*Hempelmann, Dr. F. . . . . Leipzig, Zoolog. Institut.
98. \*Henking, Professor Dr. H. . . . . Hannover, Wedekindstr. 28.
99. \*Hennings, Dr. C., Privatdozent . . . . . Karlsruhe, Techn. Hochschule.
100. Hermes, Dr. Otto . . . . . Berlin NW. 7, Schadowstr. 14, Aquarium.
101. \*Hertwig, Geheimrat Prof. Dr. R. . . . . München, Schackstr. 2.



102. Hess, Professor Dr. W. . . . . Hannover.
103. Hesse, Professor Dr. R. . . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43,  
Landwirtsch. Hochschule.
104. v. Heyden, Professor Dr. L., Major a. D. . . . . Bockenheim-Frankfurt a/M.
105. \*Heymons, Professor Dr. Richard. . . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43,  
Zoologisches Museum.
106. \*Hilger, Dr. C. . . . . Essen, Chausseestr. 12/14.
107. Hilzheimer, Dr. M., Privatdozent a. d. Tech-  
nischen Hochschule . . . . . Stuttgart, Naturhistor. Museum.
108. Hofer, Professor Dr. Bruno. . . . . München, Veterinärstr. 6.
109. Hoffmann, Dr. K. R. . . . . Basel, St. Alban-Anlage 27.
110. Hoffmann, Dr. R. W., Privatdozent . . . . . Göttingen, Zoolog. Institut.
111. Hoyle, William E., Director of the National  
Museum of Wales . . . . . Cardiff, England.
112. Hüber, Dr. Th., Generaloberarzt a. D. . . . . Ulm, Heimstr. 7.
113. Jacobi, Professor Dr. Arnold, Direktor des  
Kgl. Zoologischen Museums . . . . . Dresden-Altstadt, Zwinger.
114. \*Jaekel, Professor Dr. O. . . . . Greifswald, Zoolog. Institut.
115. \*Janet, Charles, Ingénieur des Arts et Manu-  
factures. . . . . Beauvais-Oise, Villa des Roses.
116. Japha, Dr. Arnold . . . . . Tübingen, Zool. Institut.
117. Janson, Dr. O. . . . . Köln a/Rh., Naturhist. Museum.
118. Imhof, Dr. O. Em. . . . . Windisch - Aargau b/Brugg  
i/Schweiz.
119. Jordan, Dr. H., Privatdozent . . . . . Tübingen, Mühlstraße 14.
120. Jordan, Dr. K., Zool. Museum . . . . . Tring, Herts., England.
121. Kaiser, Dr. Joh. . . . . Leipzig-Lindenau, Merseburger-
122. Kathariner, Professor Dr. L. . . . . Freiburg, Schweiz. [str. 127.
123. \*v. Kennel, Professor Dr. J. . . . . Jurjew (Dorpat).
124. \*Klinkhardt, Dr. Werner. . . . . Leipzig, Turnerstr. 22.
125. \*Klunzinger, Professor Dr. C. B. . . . . Stuttgart, Hölderlinstr.
126. Kobelt, Professor Dr. W. . . . . Schwanheim a/M.
127. \*v. Koch, Professor Dr. G. . . . . Darmstadt, Victoriastr. 49.
128. \*Kohl, Dr. C. . . . . Stuttgart, Kriegsbergstr. 15.
129. \*Köhler, Dr. Aug. . . . . Jena, Löbdergraben 11.
130. Köhler, Professor Dr. R. . . . . Lyon, 18 rue de Grenoble,  
Monplaisir.
131. \*Kolbe, Professor Dr. H. J. . . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43,  
Museum für Naturkunde.
132. Kollmann, Professor Dr. J. . . . . Basel, St. Johann 88.
133. \*König, Professor Dr. A. . . . . Bonn, Koblenzer Str. 164.
134. \*Korschelt, Professor Dr. E. . . . . Marburg i/H.
135. Kraepelin, Professor Dr. C., Direktor des Na-  
turhistorischen Museums . . . . . Hamburg, Lübeckerstr. 29.
136. Krauß, Dr. H. A. . . . . Tübingen, Hafengasse 3.
137. Krimmel, Dr. Otto, Professor am höheren  
Lehrerinnen-Seminar . . . . . Stuttgart, Neckar Str. 39 A.
138. Kühn, Dr. A. . . . . Freiburg i/B., Reiterstraße 10.
139. Kühn, Wirklicher Geh. Rat, Exzellenz, Pro-  
fessor Dr. J. . . . . Halle a/S.

140. Kükenthal, Professor Dr. W. . . . . Breslau, Zool. Institut, Sternstr.
141. Künkel, Carl, Seminarlehrer. . . . . Ettlingen. [Pont.]
142. Lameere, Professor Dr. Aug. . . . . Brüssel, 10 Avenue du Haut
143. Lampert, Oberstudienrat Professor Dr. K. . Stuttgart, Naturalienkabinett.
144. \*Lang, Professor Dr. A. . . . . Zürich IV Oberstraß, Rigistr. 50.
145. Langhans, Dr. V. H., Assistent am Physiolog.  
Institut der Deutschen Universität . . . Prag IV, Albertstr. 5.
146. Langhoffer, Professor Dr. Aug. . . . . Zagreb (Kroatien).
147. Lauterborn, Professor Dr. R. i/Heidelberg . Ludwigshafen a/Rh.
148. Lehmann, Dr. Otto, Museumsdirektor . . . Altona.
149. Leiber, Dr. A., Lehramtspraktikant . . . Freiburg i/Br., Erwinstr. 10.
150. Leisewitz, Dr. Wilhelm, Kustos an der Zool.  
Staatssammlung . . . . . München, Alte Akademie.
151. v. Lendenfeld, Professor Dr. R. . . . . Prag.
152. Lenz, Professor Dr. H. . . . . Lübeck, Naturhist. Museum.
153. v. Linden, Dr. Maria Gräfin, Abteilungs-  
vorsteher am Hygien. Institut . . . Bonn a/Rh., Quantiusstr. 13.
154. List, Professor Dr. Th., Landes-Museum und  
Technische Hochschule . . . . . Darmstadt, Stiftstr. 29.
155. Lohmann, Professor Dr. H., Zool. Institut Kiel.
156. \*Looss, Professor Dr. A. . . . . Cairo, School of Medicine.
157. \*Ludwig, Geh. Reg.-Rat Professor Dr. H. . Bonn, Colmantstr. 32. [heim 4.]
158. \*Lühe, Privatdozent Dr. M. . . . . Königsberg i/Pr., Mitteltrag-
159. \*Maas, Professor Dr. O. . . . . München, Zoolog. Institut.
160. v. Mährenthal, Professor Dr. F. C. . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43.
161. Maier, Dr. H. N., Assistent am Zoolog. Institut München. [Bayern.]
162. \*Malsen, Dr. Hans Freiherr von . . . . Malseneck, Post Kraiburg,
163. \*v. Marenzeller, Dr. Emil . . . . . Wien VIII, Tulpengasse 5,  
k. k. Naturhist. Hofmus.
164. Martin, Dr. Paul, Professor der Tieranatomie  
an der Universität. . . . . Gießen.
165. \*Martini, Dr. E., Assistent am Anatom. In-  
stitut . . . . . Rostock.
166. Matschie, Paul, Professor. . . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43,  
Museum für Naturkunde.
167. \*Matzdorff, Dr. C. . . . . Pankow b. Berlin, Amalienpark 4.
168. Meisenheimer, Professor Dr. Joh. . . . . Marburg, Zoolog. Institut.
169. Merton, Dr. Hugo . . . . . Heidelberg, Zoolog. Institut.
170. Metzger, Geh. Reg.-Rat Professor Dr. A. . . Hann. Münden, Bismarckstr. 7.
171. \*Meyer, Geh. Hofrat Dr. A. B. . . . . Berlin W. 10, Hohenzollernstr. 17.
172. \*Michaelsen, Dr. W. . . . . Hamburg, Naturhist. Museum.
173. Milani, Dr. Alfons . . . . . Eltville.
174. Mrázek, Professor Dr. Alois . . . . . Prag II, 1807 Fügnerplatz.
175. \*Müller, Professor Dr. G. W. . . . . Greifswald, Brinkstr. 3.
176. \*Nalepa, Professor Dr. A. . . . . Wien VI, k. k. Staatsgymnasium.
177. Neresheimer, Dr. Eugen, Abteilungsvorstand  
an der K. K. Landwirtschaftl. Chem.  
Versuchsstation . . . . . Wien, Trunner Str. 3.
178. Nieden, Dr. Fritz, Assistent am Zool. Museum Berlin N. 4, Invalidenstr. 43.
179. Noetling, Hofrat Dr. Fritz . . . . . Baden-Baden, Bismarckstr. 19.

180. Nüßlin, Hofrat Professor Dr. O. . . . . Karlsruhe, Parkstr. 9.
181. \*Obst, Dr. Paul . . . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43,  
Zoolog. Institut.
182. \*Oka, Professor Dr. Asajiro. . . . . Tokyo, Japan, Koto Shihan-  
Gakko.
183. \*Ortmann, Dr. Arnold E. . . . . Pittsburg, Pa., Carnegie Museum  
Shenley Park.
184. \*Pappenheim, Dr. P. . . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43,  
Zoologisches Museum.
185. Pauly, Professor Dr. A. . . . . München, Rinmillerstr. 10 III.
186. \*Penther, Dr. A. . . . . Wien, k. k. Hofmuseum.
187. \*Petersen, Mag. Wilh., Direktor der Petri  
Realschule . . . . . Reval.
188. \*Petrunkewitsch, Dr. Alexander, Honorary Cu-  
rator for Arachnida at the American  
Museum of Nat. Hist. . . . . [nut Street.  
Montclair, New Jersey, 54 Wal-
189. \*Pfeffer, Professor Dr. Georg . . . . . Hamburg, Mühlendamm 1.
190. Philippi, Dr. Erich. . . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43,  
Zool. Institut.
191. Piesberger, Dr. med. F., Augenarzt . . . . . Stuttgart, Schellingstr. 19.
192. \*Plate, Professor Dr. L., Direktor des Zool.  
Instituts . . . . . Jena.
193. H. Prell. . . . . Loschwitz-Dresden, Schiller-
194. Prinel, Dr. Kurt, Direktor des Zool. Gartens . . . . . Frankfurt a/M. [straße 27.
195. Prowazek, Dr. Stanislaus Edler v. Lanov . . . . . Hamburg, Institut für Tropen-  
krankheiten.
196. Pütter, Professor Dr. A. . . . . Göttingen, Physiolog. Institut.
197. Rauther, Professor Dr. Max . . . . . Jena, Zoolog. Institut.
198. Rawitz, Professor Dr. B. . . . . Berlin W. 35, Blumes Hof 3.
199. Reh, Dr. L. . . . . Hamburg, Naturhist. Museum.
200. Reibisch, Dr. J., Zoolog. Institut . . . . . Kiel, Adolfstr. 59 I.
201. \*Reichenbach, Professor Dr. H. . . . . Frankfurt a/M., Unterlindau.
202. \*Rengel, Professor Dr. C. . . . . Schöneberg (Berlin), Menzel-
203. Reuß, Dr. Hans, Assistent an der Biolog.  
Versuchsstation . . . . . [straße 31/32.  
München, Veterinärstr. 6.
204. \*Rhumbler, Professor Dr. L. . . . . Hann. Münden, Forst-Akademie.
205. Richters, Professor Dr. Ferd. . . . . Frankfurt a/M., Wiesenau 22.
206. Rohde, Professor Dr. E. . . . . Breslau, Zoolog. Institut.
207. \*v. Rothschild, Baron Dr. W. . . . . Tring, Herts., England.
208. Roux, Dr. Jean, Custos am Naturhist. Museum . . . . . Basel.
209. \*Roux, Geh. Med.-Rat Professor Dr. Wilh. . . . . Halle a/S., Anat. Institut.
210. \*Samter, Dr. M. . . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43,  
Zool. Institut.
211. \*Sarasin, Dr. Fritz . . . . . Basel, }
212. \*Sarasin, Dr. Paul . . . . . Basel, } Spitalstr. 22.
213. \*Schausland, Professor Dr. H., Direktor. . . . . Bremen, Humboldstr.
214. Schleip, Dr. Waldemar, Assistent am Zoolog.  
Institut. . . . . Freiburg i/Br.
215. Schmeil, Professor Dr. O. . . . . Wiesbaden, Wilhelminenstr. 42.
216. Schmidt, Dr. W. J. . . . . Bonn a/Rh., Zoolog. Institut.



217. Schmitt, Dr. F. . . . . Stettin, Kronprinzenstr. 5 III.
218. Schröder, Dr. Chr., Vorsitzender der Allg.  
Entomolog. Gesellschaft . . . . . Husum.
219. \*Schröder, Dr. Olaw, Assistent am Zoolog.  
Institut . . . . . Heidelberg, Zoolog. Institut.
220. Schuberg, Professor Dr. A. . . . . Großlichterfelde, W. Knesbeck-
221. Schuckmann, Dr. W. v., Assistent am Zool. [straße 7.  
Institut . . . . . Gießen.
222. Schultze, Professor Dr. L. S. . . . . Jena.
223. \*Schulze, Geh. Reg.-Rat Professor Dr. F. E. Berlin N. 4, Invalidenstr. 43,  
Zoolog. Institut.
224. Schwalbe, Professor Dr. G. . . . . Straßburg i/E., Schwarzwald-  
straße 39.
225. Schwangart, Dr. Fritz, Wein- und Garten-  
bau-Anstalt . . . . . Neustadt a. d. H.
226. \*Seitz, Professor Dr. A. . . . . Darmstadt, Bismarckstr. 59.
227. \*Semon, Professor Dr. R. . . . . München 23, Martiusstr. 7.
228. \*Simroth, Professor Dr. H. . . . . Leipzig-Gautzsch, Kregelstr. 12.
229. \*Spangenberg, Professor Dr. Fr. . . . . Aschaffenburg.
230. Spemann, Prof. Dr. Hans . . . . . Rostock, Zool. Institut.
231. \*Spengel, Geh. Hofrat Professor Dr. J. W. . Gießen.
232. \*Spuler, Professor Dr. A. . . . . Erlangen, Heuwaagstr.
233. \*Steche, Dr. med. et phil., Privatdozent . . Leipzig, Zoolog. Institut.
234. \*Steindachner, Hofrat Dr. Frz. . . . . Wien I, Burgring 7, k. k. Hofmus.
235. Steinhaus, Dr. Otto, Assistent am Naturhist.  
Museum . . . . . Hamburg-Hamm, Landwehr-  
damm 17 II.
236. Steinmann, Dr. Paul . . . . . Basel, Zoolog. Anstalt.
237. \*Stempell, Professor Dr. W. . . . . Münster i/W.
238. \*Steuer, Dr. Adolf, Privatdozent u. Assistent  
am k. k. Zoolog. Institut der Universität Innsbruck, Tirol.
239. \*Stiles, Prof. Dr. Charles Wardell. . . . . Washington, D.C., U. S. Public  
Health and Marine Hospital  
Service Hygienic Laboratory.
240. Stitz, Herm., Lehrer . . . . . Berlin N W., Essenerstr. 4.
241. \*zur Strassen, Professor Dr. O. . . . . Leipzig, Zoolog. Institut. (Priv.-  
Adresse: Leipzig-Connewitz,  
Äußere Elisenstraße 35.)
242. Streiff, Dr. Robert . . . . . Greifswald, Zoolog. Institut.
243. Strödtmann, Dr. S., . . . . . Helgoland.
244. Strohl, Dr. Hans, Zoolog. Institut. . . . . Zürich.
245. Strubell, Prof. Dr. Ad. . . . . Bonn, Niebuhrstr. 51.
246. \*v. Stummer-Traunfels, Dr. Rud. . . . . Graz.
247. Sturany, Dr. R., Assistent am k. k. Naturhist.  
Hofmuseum . . . . . Wien I, Burgring VII.
248. Süßbach, Dr. phil., Assistent am Museum f.  
Meereskunde . . . . . Kiel, Gerhardstr. 47.
249. Taschenberg, Professor Dr. O. . . . . Halle a/S.
250. Teichmann, Dr. E. . . . . Frankfurt a/M., Tannenstr. 7 II.
251. Thesing, Dr. Curt . . . . . Leipzig, Teubners Verlag.

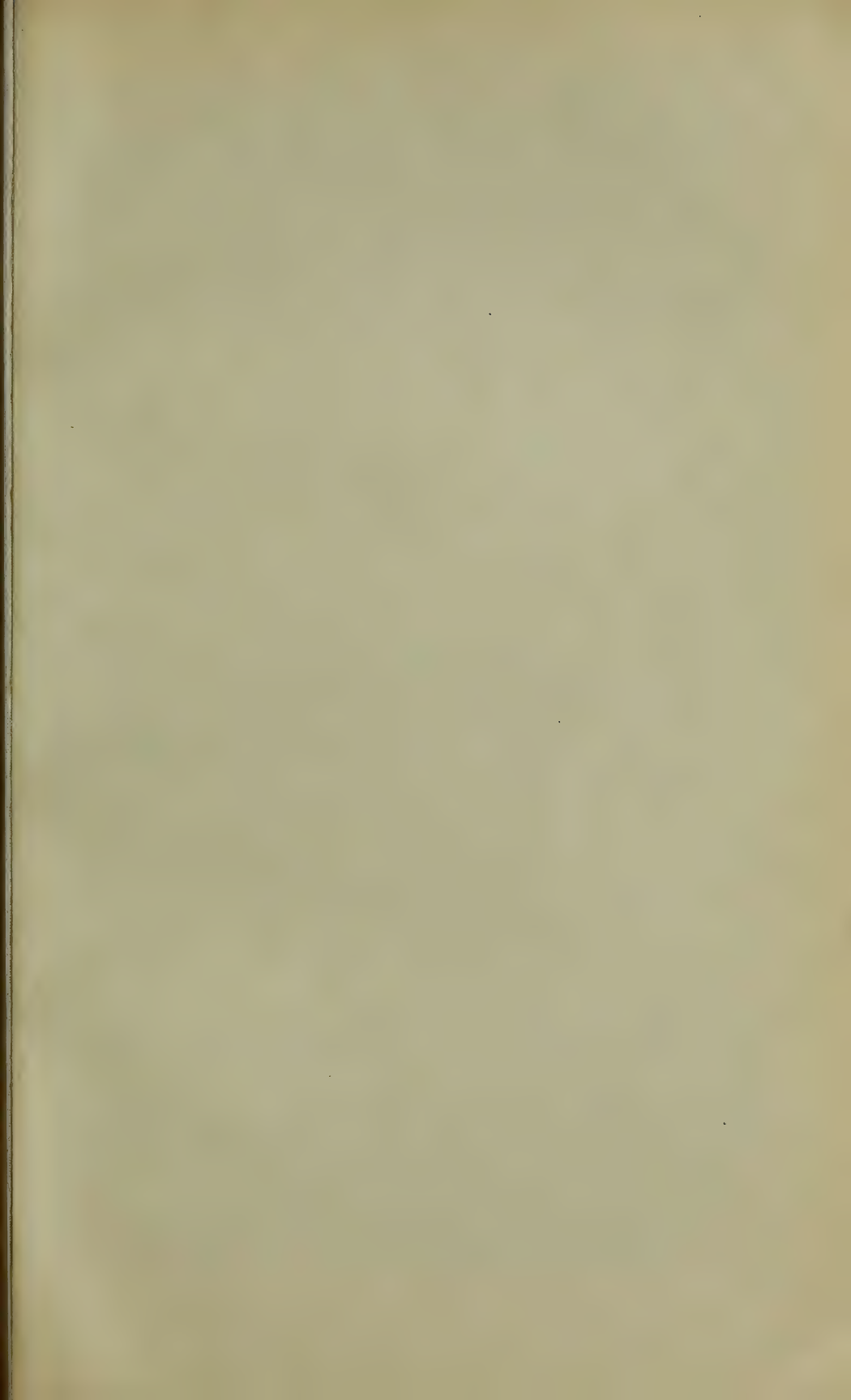
252. \*Thiele, Dr. Joh. . . . . Berlin N. 4, Invalidenstr. 43,  
Museum für Naturkunde.
253. Thorsch, Dr. Emil, Assistent am Anatom.  
Institut der Deutschen Universität . . . Prag.
254. Tönniges, Dr. Carl, Assistent am Zool. Institut Marburg i/H.
255. Tornier, Prof. Dr. G. . . . . Charlottenburg, Spreestr. 20.
256. \*Vanhöffen, Professor Dr. E., Kustos am . . Berlin N., Museum für Natur-  
Zoolog. Museum. kunde, Invalidenstr. 43.
257. Vejdvorský, Professor Dr. F. . . . . Prag.
258. Versluys, Dr. J., Privatdozent, Zool. Institut Gießen, Wilhelmstr. 41.
259. \*Voigt, Professor Dr. W. . . . . Bonn, Maarflachweg 4.
260. Volk, R. . . . . Hamburg, Naturhistor. Museum.
261. Voß, Dr. Friedrich, Assistent am Zoolog.  
Institut. . . . . Göttingen.
262. Vosseler, Professor Dr. J. . . . . Amani, Deutsch-Ostafrika, Biol.  
Institut.
263. \*v. Wagner, Professor Dr. Fr. . . . . Graz, Steiermark, Zool. Instit.
264. Wahl, Dr. Bruno, Assistent an der k. k. Land-  
wirt.-bakteriol. Pflanzenstation . . . . . Wien II, Trunnerstr. 1.
265. Wandolleck, Dr. Benno . . . . . Dresden-Altstadt, Zool. Museum.
266. Wasmann, E., S.J. . . . . Luxemburg, Bellevue.
267. Weber, Dr. L., Sanitätsrat, Leitender Arzt  
am Krankenhaus vom Roten Kreuz . . . Kassel.
268. \*Weber, Professor Dr. Max. . . . . Eerbeek, Holland.
269. \*Weismann, Professor Dr. A., Wirkl. Geh.  
Rat, Exzellenz . . . . . Freiburg i/B.
270. \*Weltner, Professor Dr. W. . . . . Berlin N., Invalidenstr. 43,  
Zoolog. Museum.
271. Wenck, Wilhelm (Löbbecke-Museum, Natur-  
historische Sammlung der Stadt Düssel-  
dorf), Oberlehrer. . . . . Düsseldorf-Grafenburg, Burg-  
müllerstr. 16.
272. Werner, Dr. Franz. . . . . Wien V, Margarethenhof 12.
273. Wilhelmi, Dr. J. . . . . Zürich, Concilium bibliographi-  
[cum.]
274. Will, Professor Dr. L. . . . . Rostock.
275. Winter, F. . . . . Frankfurt a/M., Lithographische  
Kunstanstalt Werner & Winter.
276. Wolf, Dr. Eugen, Kustos am Senckenb.  
Museum . . . . . Frankfurt a/M.
277. \*Woltereck, Professor Dr. Rich. . . . . Gautzsch b/Leipzig, Weberstr.
278. \*Wolterstorff, Dr. W., Kustos . . . . . Magdeburg, Domplatz 5.
279. \*Wunderlich, Dr. Ludw., Direktor des Zoolog.  
Gartens . . . . . Köln-Riehl.
280. Zacharias, Professor Dr. O. . . . . Plön-Holstein, Biolog. Station.
281. Zarnick, Dr. Boris, Assistent am Zool. Institut Würzburg.
282. \*Zelinka, Professor Dr. K. . . . . Czernowitz.
283. \*Ziegler, Professor Dr. H. E. . . . . Jena, Sandberge, Sedanstraße.
284. Zimmer, Dr. Carl, Kustos am Zoolog. Institut Breslau.
285. \*Zschokke, Professor Dr. Fr. . . . . Basel, St. Johann 27.
286. Zugmayer, Dr. Erich, Zoolog. Museum. . . . . München.

## B. Außerordentliche Mitglieder.

287. \*Fischer, Dr. Gustav, Geheimer Kommerzien-  
rat, Verlagsbuchhändler . . . . . Jena.
288. Nägele, Erwin, Verlagsbuchhändler . . . . Stuttgart, Johannesstr. 3.
289. Reinicke, Dr. E., Verlagsbuchhändler, Chef  
der Firma Wilhelm Engelmann. . . . Leipzig.
290. Sproesser, Dr. Th., Verlagsbuchhändler  
(Schweizerbartsche Verlagsbuchhandl.) . Stuttgart.
-



Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.







# Das Mendel'sche Gesetz für Monohybride bei *Helix hortensis* Müll.

Die zur Kreuzung verwendeten Varietäten unterscheiden sich nur in einem Merkmal, Bänderlosigkeit und Fünfbändrigkeit.

Beide Individuen rasserein und bei Kreuzung constant,

hellgelb, das eine von bänderloser Klasse:

$$\begin{array}{cccccc} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 2 & 3 & 4 & 5 \end{array}$$

das andere fünfbändrig, Bänder getrennt:

$$\begin{array}{cccccc} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 2 & 3 & 4 & 5 \end{array}$$

Alle Individuen haben die Formel  $\frac{00000(\delta)}{12345(\tau)}$   
Die Bänderlosigkeit dominiert rein und vollkommen =  $\delta$   
Die Fünfbändrigkeit bleibt latent, ist recessiv =  $\tau$

Bei der Kreuzung  $(\frac{00000}{12345} \times \frac{00000}{12345})$   
ergeben sich folgende vier Combinationen:  
 $\frac{1}{4}$   $\frac{00000}{00000}$  bänderlos, rein,  $\frac{1}{4}$   $\frac{00000}{12345}$  bänderlos,  
hybrid,  $\frac{1}{4}$   $\frac{12345}{00000}$  bänderlos hybrid,  $\frac{1}{4}$   $\frac{12345}{12345}$   
fünfbändrig, rein.

$$\frac{00000}{00000} \times \frac{12345}{12345}$$

Die zur Kreuzung benutzten Stammindividuen

I. Hybriden ~ Generation.

Alle Individuen ohne Ausnahme bänderlos  
(keine Zwischenformen!)

$$\frac{00000(\delta)}{12345(\tau)} \times \frac{00000(\delta)}{12345(\tau)}$$

II. Hybrid ~ Generation.

$\frac{3}{4}$  Individuen bänderlos (davon  $\frac{1}{4}$  rasserein,  $\frac{2}{4}$  hybrid)  $\frac{1}{4}$  der Exemplare  
fünfbändrig, rasserein.

$$\begin{array}{cccc} \frac{1}{4} & \frac{1}{4} & \frac{1}{4} & \frac{1}{4} \\ \frac{00000}{00000} & \frac{00000(\delta)}{12345(\tau)} & \frac{12345(\tau)}{00000(\delta)} & \frac{12345}{12345} \end{array}$$

$\frac{00000}{00000}$  Keine Klasse, bei Kreuzung constant.  $\frac{1}{4}$   $\frac{00000}{00000}$  Keine Klasse.  $\frac{1}{4}$   $\frac{00000(\delta)}{12345(\tau)}$  Hybrid bänderlos.  $\frac{1}{4}$   $\frac{12345(\tau)}{00000(\delta)}$  Hybrid bänderlos.  $\frac{1}{4}$   $\frac{12345}{12345}$  Keine Klasse.

$\frac{1}{4}$   $\frac{00000}{00000}$  Keine Klasse.  $\frac{1}{4}$   $\frac{00000(\delta)}{12345(\tau)}$  Hybrid bänderlos.  $\frac{1}{4}$   $\frac{12345(\tau)}{00000(\delta)}$  Hybrid bänderlos.  $\frac{1}{4}$   $\frac{12345}{12345}$  Keine Klasse.  $\frac{12345}{12345}$  Keine Klasse, bei Kreuzung constant.

II. Hybriden ~ Generation

(Probe ~ Generation).









# Das Mendel'sche Gesetz für Dihybride bei Zea Mays Xenien-Endosperm-Bastarde

2 antagonistische Merkmalspaare a) Körner blau (dominant) -  $\bar{A}$  weiss (recessiv), b) Körner glatt (dominant) -  $\bar{r}$  runzlig (recessiv)



*Zeal Mays coeruleodulcis*  
Körner blau, runzlig, samenbeständig ♂



*Zeal Mays alba*  
Körner weiss, glatt, samenbeständig ♀

Kreuzung

Geschenke von Herrn Professor  
C. Correns Leipzig



Endosperm-(Xenien-)Bastarde der I Generation.  
Körner mehr weniger blau, stets glatt. Imitation!

Formel:  $rGBw$  = Glatt-Blau  
 $\left\{ \begin{array}{l} r = \text{runzlig, recessiv} \\ G = \text{glatt, dominant} \end{array} \right\}$  Merkmalspaar  
 $\left\{ \begin{array}{l} B = \text{blau, dominant} \\ w = \text{weiss, recessiv} \end{array} \right\}$  Merkmalspaar

Erklärung nach Mendel:

Es werden nur reine Gameten  
(Pollen, Samenanlagen) gebildet  
im ganzen vier Sorten nämlich  
im vorliegenden Falle:

$\frac{1}{4} rB$ , Anlagen von runzlig-blau  
 $\frac{1}{4} rw$ , " " " runzlig-weiss  
 $\frac{1}{4} GB$ , " " " glatt-blau  
 $\frac{1}{4} Gw$ , " " " glatt-weiss



Endosperm-(Xenien-)Bastarde der II. Generation

$\frac{1}{4}$  der Körner weiss,  $\frac{3}{4}$  blau,  $\frac{1}{4}$  runzlig,  $\frac{3}{4}$  glatt mithin  $\frac{1}{16}$  weissrunzlig (constant = samenlosständig)  
 $\frac{1}{16}$  blau runzlig,  $\frac{3}{16}$  weiss glatt,  $\frac{9}{16}$  blauglatt Ein Teil der Bastardkörner blau weiss gezeichnet oder intermediär

Bei der Endosperm-Befruchtung  
ergeben sich folgende Kombinationen:

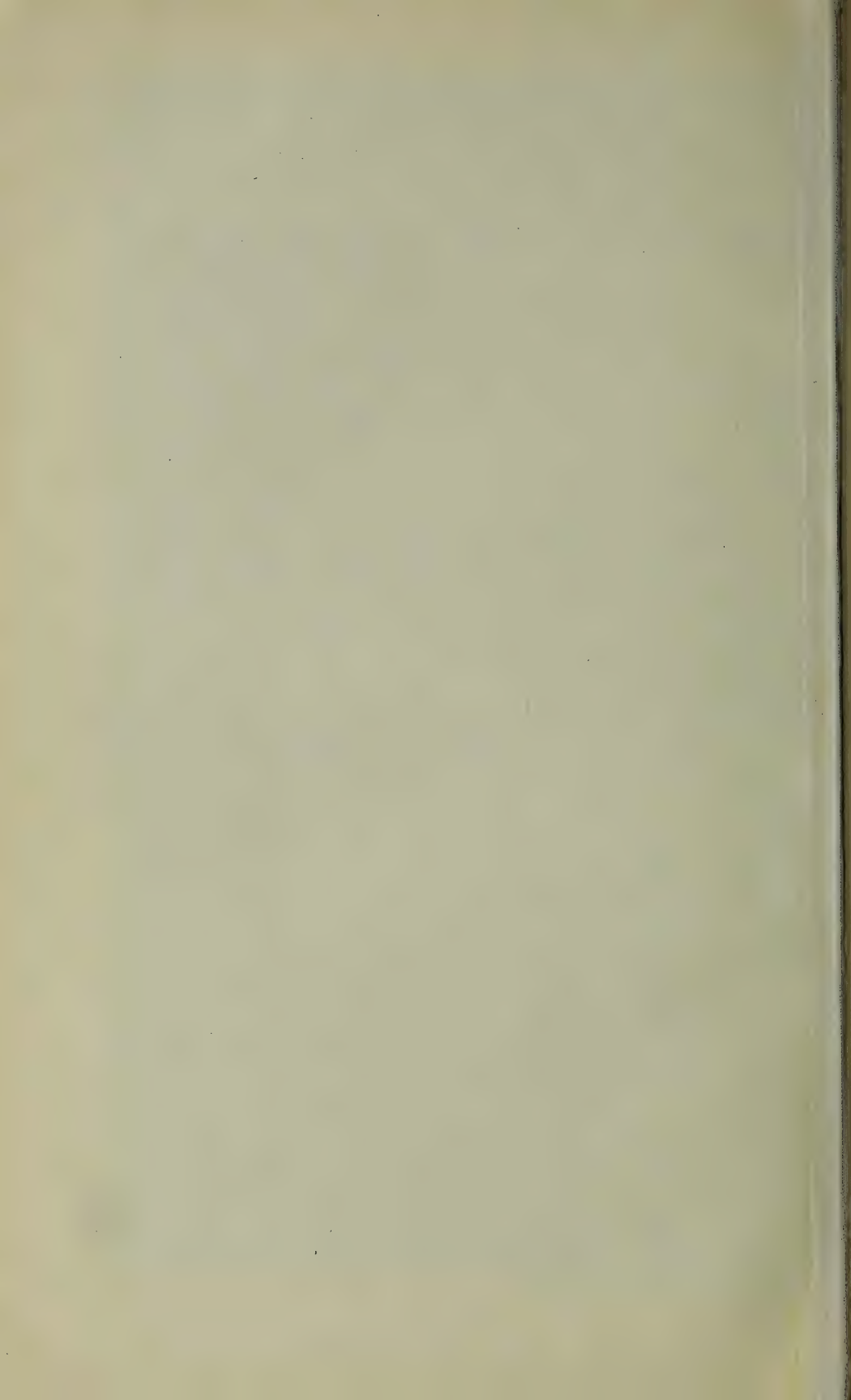
♂ Gameten	♀ Gameten
$rB$	$rB$
$rw$	$rw$
$GB$	$GB$
$Gw$	$Gw$

$rB \times rB$  runzlig-blau  $rw \times rw$  runzlig-weiss  $GB \times GB$  glatt-blau  $Gw \times Gw$  glatt-weiss  
 $rB \times rw$  runzlig-blau  $rw \times rw$  runzlig-weiss  $GB \times rw$  glatt-blau  $Gw \times rw$  glatt-weiss  
 $rB \times GB$  runzlig-blau  $rw \times GB$  runzlig-blau  $GB \times GB$  glatt-blau  $Gw \times GB$  glatt-blau  
 $rB \times Gw$  runzlig-blau  $rw \times Gw$  runzlig-blau  $GB \times Gw$  glatt-blau  $Gw \times Gw$  glatt-weiss

=  $\frac{1}{16}$  weissrunzlig  $\frac{3}{16}$  blau runzlig  $\frac{3}{16}$  weiss glatt  $\frac{9}{16}$  blauglatt

Darunter sind samenlosständig  $\frac{1}{16}$  weissrunzlig  $\frac{3}{16}$  blau runzlig  $\frac{3}{16}$  weiss glatt  $\frac{9}{16}$  blauglatt

Die übrigen sind hybride!  $\frac{1}{16}$  runzlig-blau  $\frac{3}{16}$  blau runzlig  $\frac{3}{16}$  weiss glatt  $\frac{9}{16}$  blauglatt





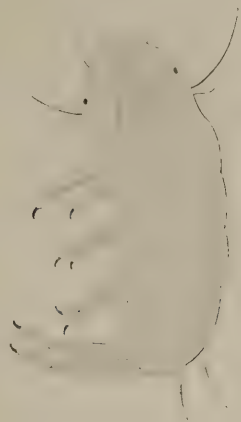


Fig. 1

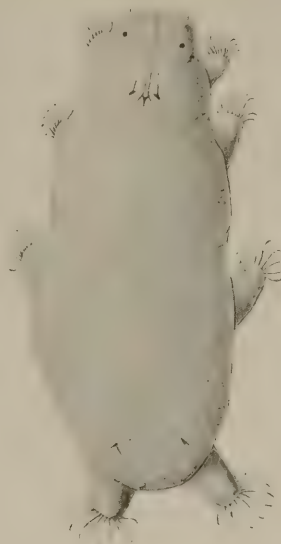


Fig. 2

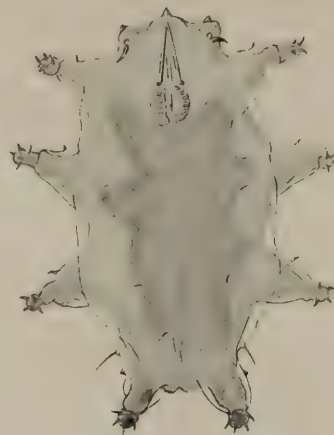


Fig. 3

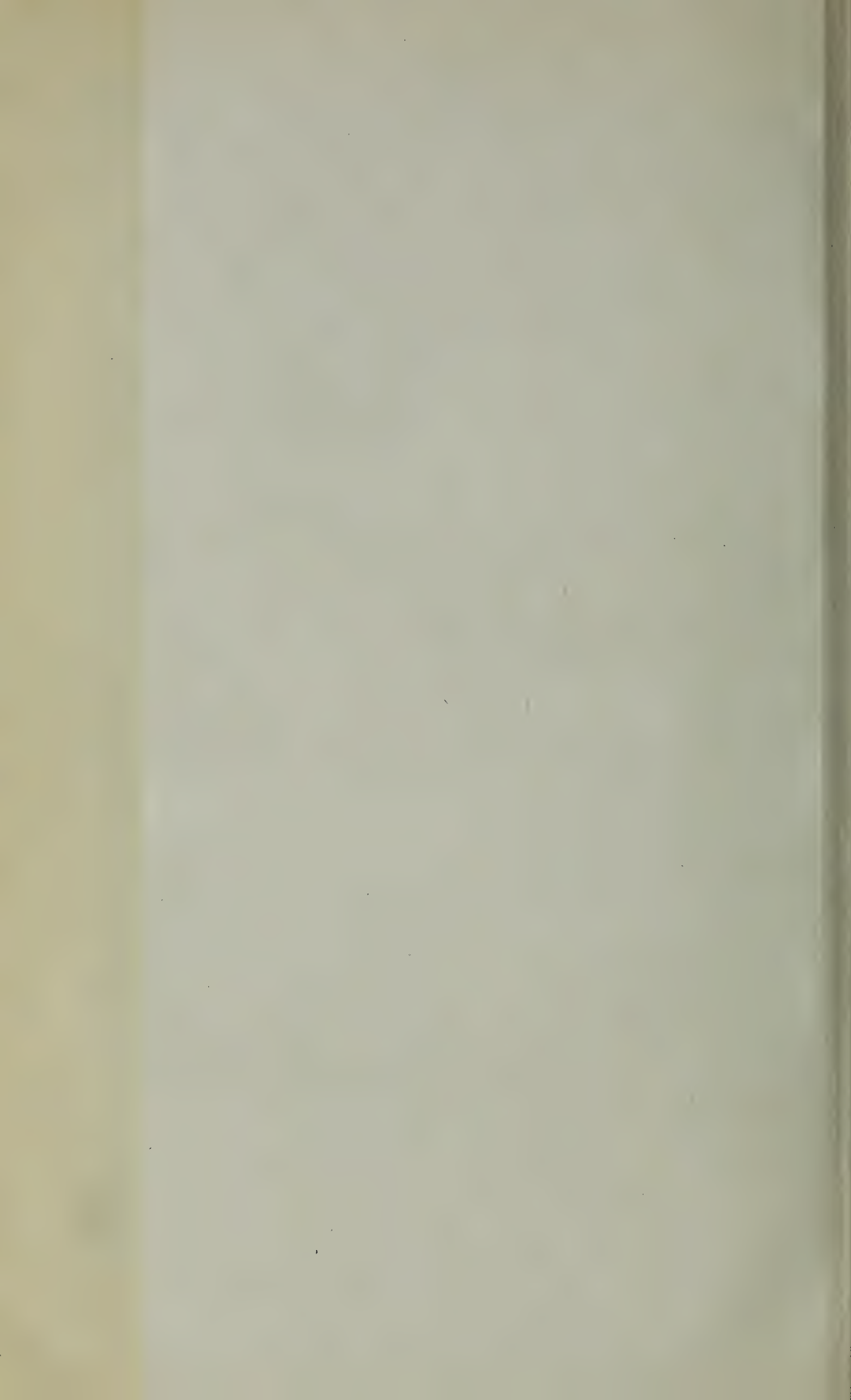


Fig. 4

- Fig. 1. *Lydella* Duj.  
Fig. 2. *Echiniscoides Sigismundi* M. Schultze.  
Fig. 3. *Tetrakentron synaptae* Cuénot.  
Fig. 4. *Halechiniscus Guiteli* Richters.  
Fig. 5. *Batillipes mirus* Richters.



Fig. 5





1



2



3



6



4



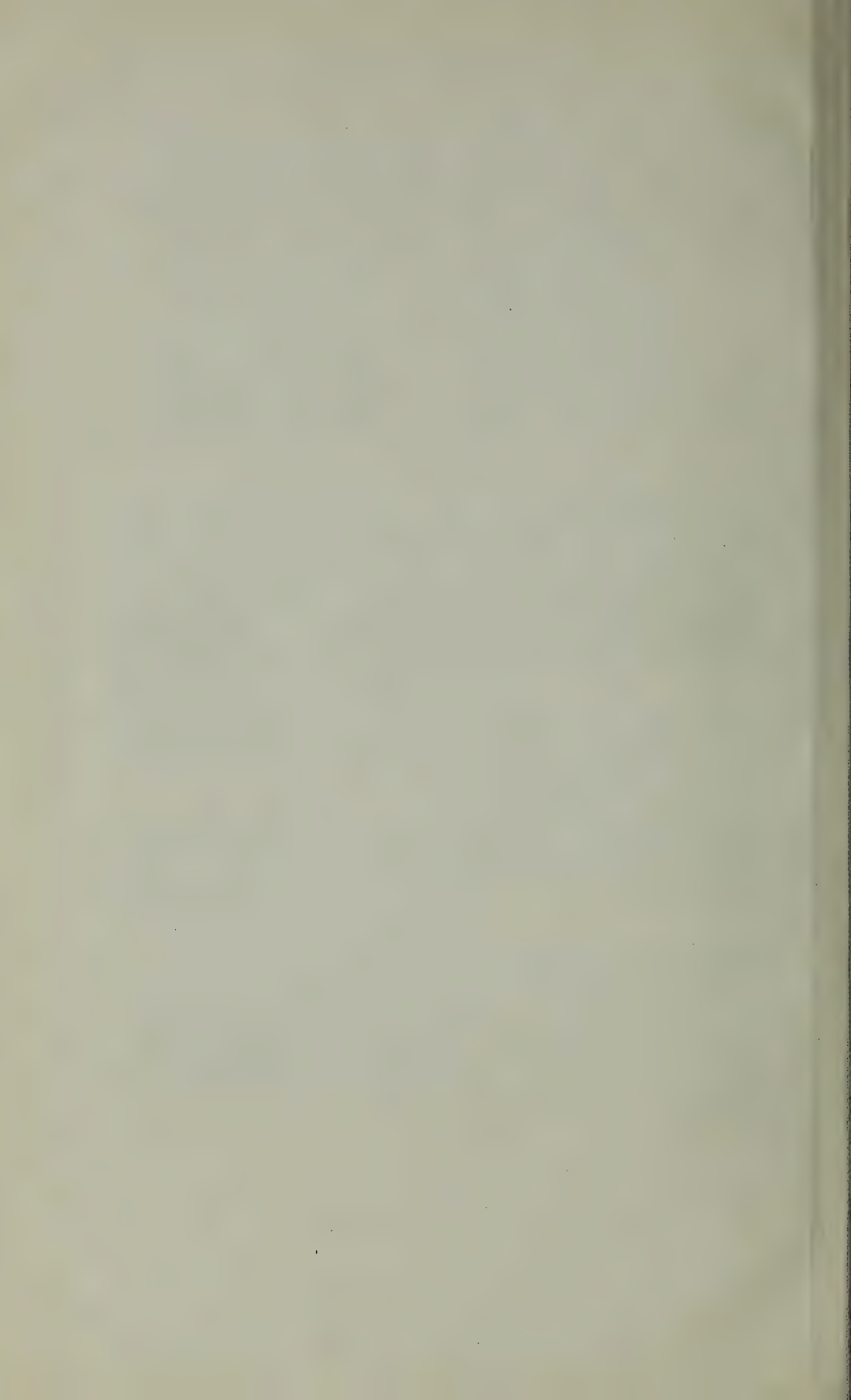
7



5

Meisenheimer, Flügelregeneration bei Schmetterlingen (*Lymantria dispar*).





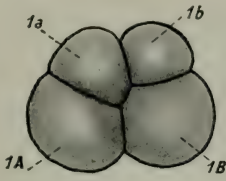


Fig. 1.



Fig. 2.

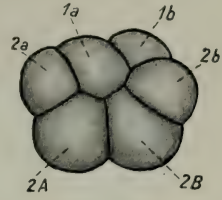


Fig. 3.

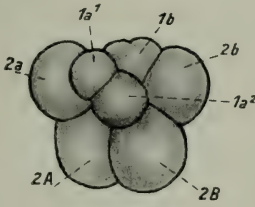


Fig. 4.

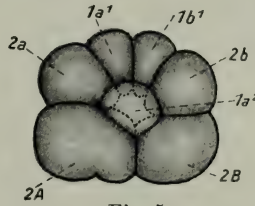


Fig. 5.

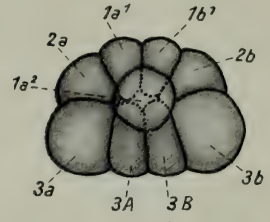


Fig. 6.

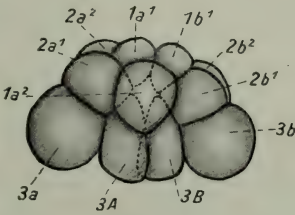


Fig. 7.

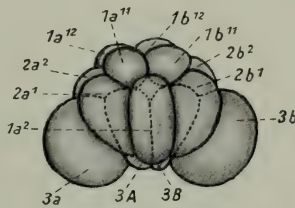


Fig. 8.

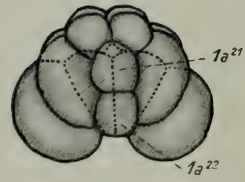


Fig. 9.



Fig. 10.

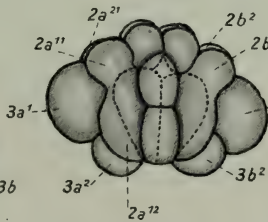


Fig. 11.

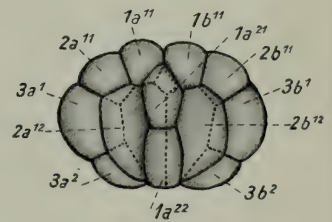


Fig. 12.

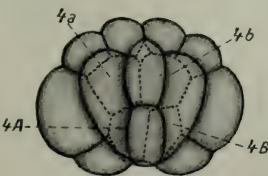


Fig. 13.

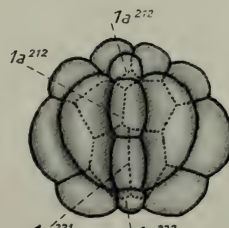


Fig. 14.

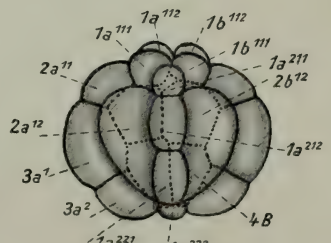
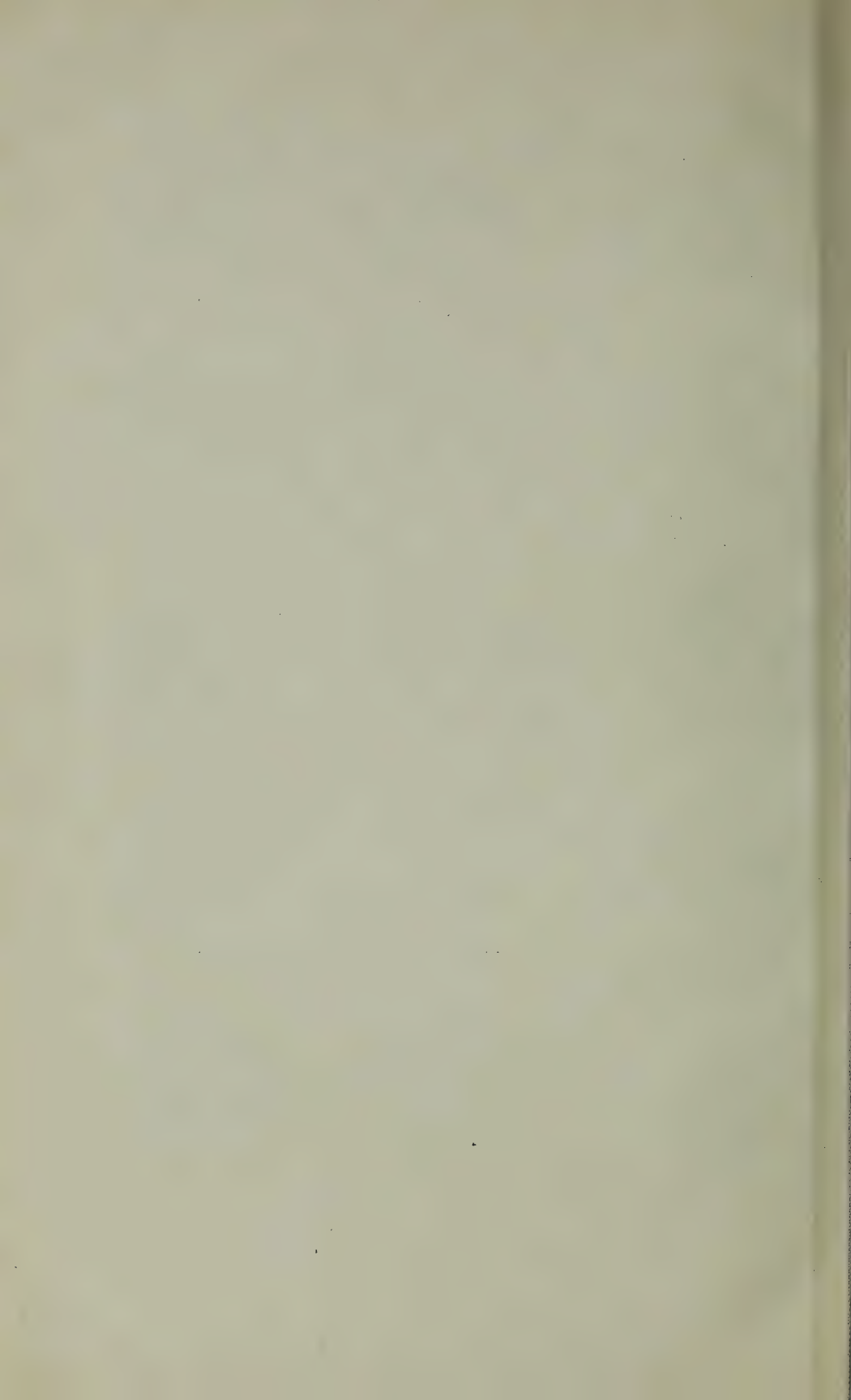


Fig. 15.

Furchung der Eier von *Convoluta Roscoffensis* (Stadium 4–32).  
Alle Stadien in seitlicher Ansicht nach dem Leben gezeichnet.





# **Der Unterkiefer des Homo Heidelbergensis**

Ein Beitrag zur Paläontologie des Menschen

von

**Dr. Otto Schoetensack**

Privatdozent an der Universität Heidelberg

Mit 13 Tafeln, davon 9 in Lichtdruck

9 Bogen gr. 4. Preis M 14.—

Diese Abhandlung liefert einen wertvollen Beitrag zur Paläontologie des Menschen auf Grund eines bei Heidelberg (Mauer) i. J. 1907 gemachten Fundes (Unterkiefers), den man mit Sicherheit als den geologisch ältesten bekannten Menschenrest bezeichnen kann. Die Altersbestimmung ergibt sich ganz einwandfrei aus der Lagerstätte des Fossils im geologischen Profil und aus seiner Zugehörigkeit zu den schon seit Bronns Zeiten durch reichliche Funde diluvialer Säugetierreste bekannten Maurer Sanden. Diese haben zweifellos ein altdiluviales Alter und nähern sich faunistisch, besonders durch das häufige Vorkommen von *Rhinoceros etruscus*, schon dem jüngsten Tertiär. So entspricht denn auch der eigenartige Typus des *Homo Heidelbergensis* ganz seinem hohen Alter. Bei einer Vergleichung mit anderen Funden kommen von den nächst ältesten Menschenresten die Schädel von Spy, Krapina, La Naulette und einige andere in Betracht, aber kein einziger von diesen kann es mit dem Heidelberger Fund hinsichtlich der morphologischen Bedeutung aufnehmen. Er übertrifft sie alle durch die Kombination primitiver Merkmale und bedeutet den weitesten Vorstoß abwärts in die Morphogenese des Menschenskeletts, den wir bis heute zu verzeichnen haben. Die bildliche Beigabe entspricht dem gründlich durchgearbeiteten Text und bringt das seltene Fossil, das voraussichtlich in nächster Zeit häufiger Gegenstand lebhafter Diskussion sein wird, in natürlicher Größe teils mit Röntgendurchleuchtung in zahlreichen Lichtdrucken recht gut zur Anschaffung.

*(Schwübische Kronik, des Schwübischen Merkurs zweite Abteilung, 1. Blatt, 12. Dezember 1908.)*

---

## **Die Mneme**

als erhaltendes Prinzip

im Wechsel des organischen Geschehens

von

**Richard Semon**

== Zweite, verbesserte Auflage ==

gr. 8. Geh. M 9.—, in Leinen geb. M 10.—

Als erste Fortsetzung der Mneme ist erschienen:

## **Die mnemischen Empfindungen**

von

**Richard Semon**

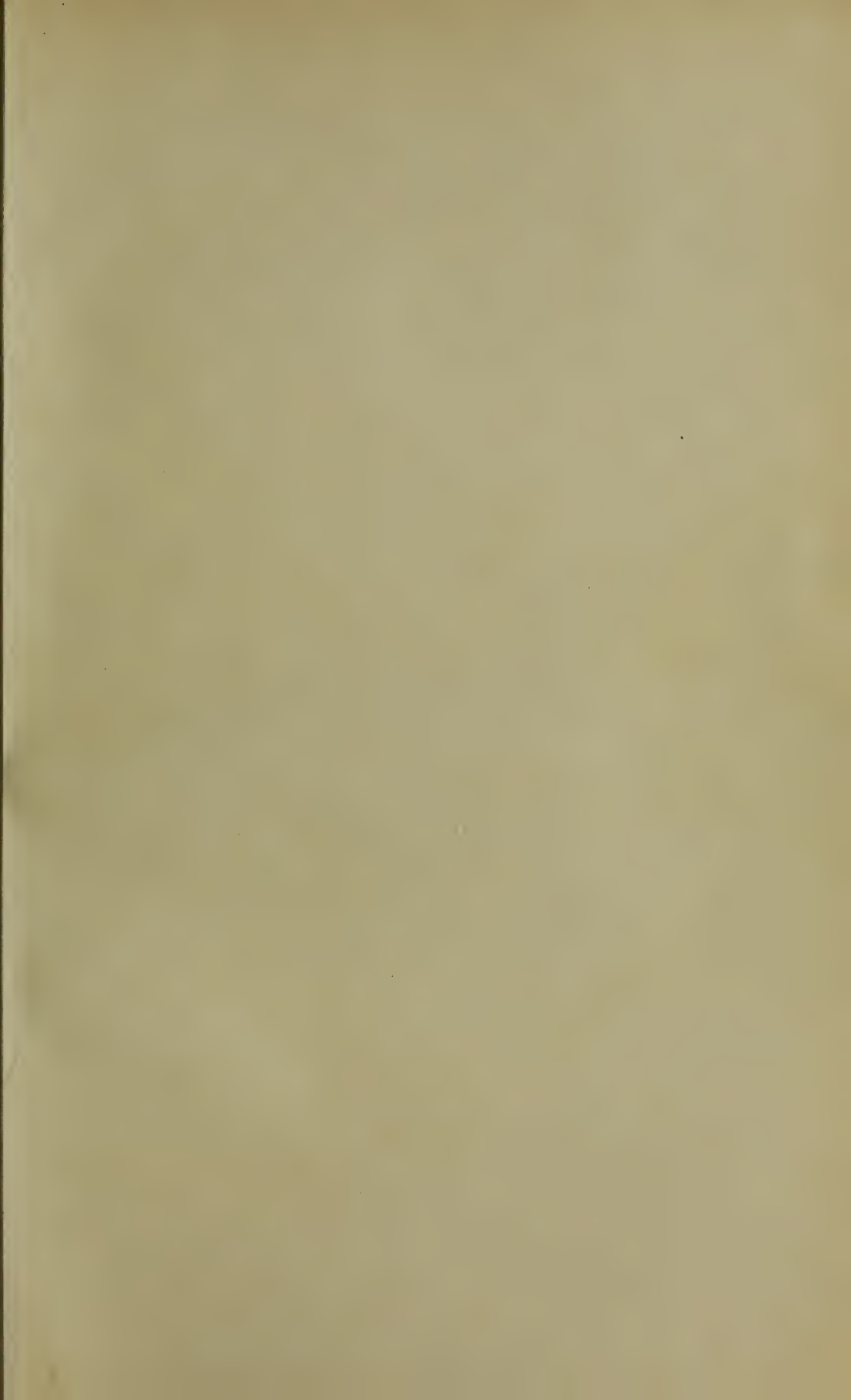
gr. 8. Geh. M 9.—; in Leinen geb. M 10.—.

# **Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen**

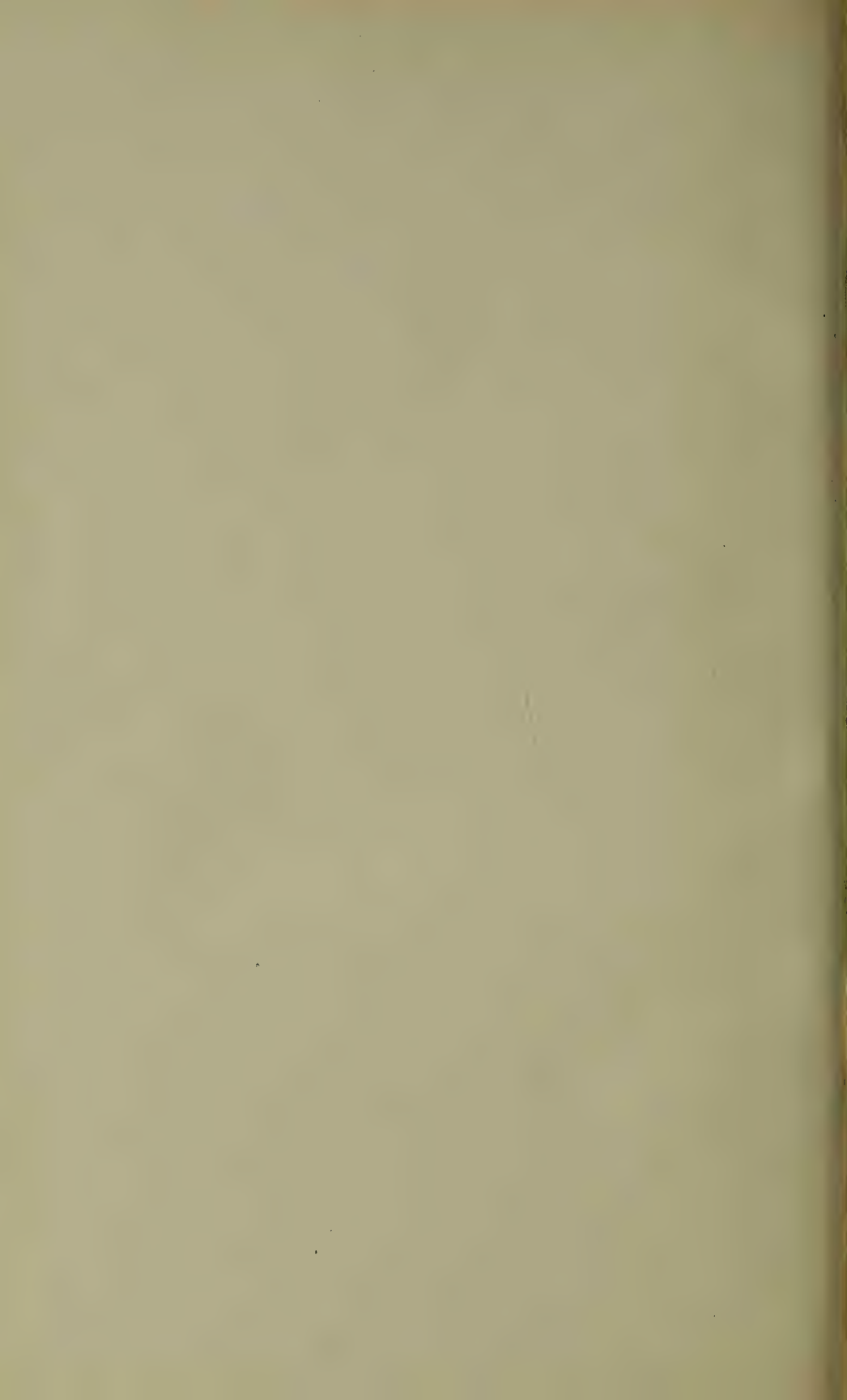
herausgegeben von

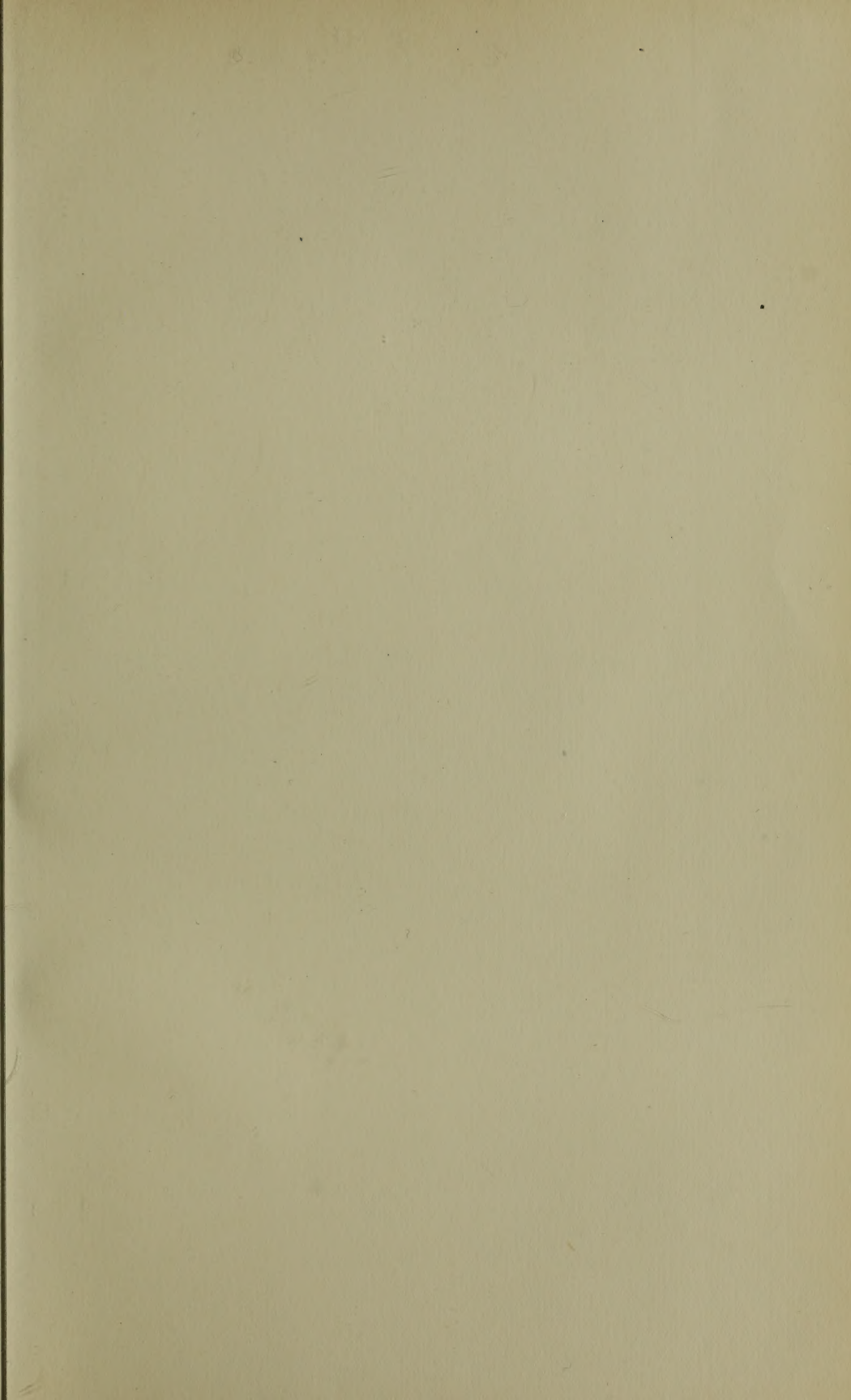
**Wilhelm Roux**

- Heft 1: Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft.** Eine Ergänzung zu den Lehrbüchern der Entwicklungsgeschichte und Physiologie der Tiere. Nach einem Vortrag, gehalten in der ersten allgemeinen Sitzung der Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Breslau am 19. September 1904 von Wilhelm Roux. Mit 2 Tafeln und 1 Textfigur. gr. 8. *M* 5.—
- Heft 2: Über den chemischen Charakter des Befruchtungsvorganges** und seine Bedeutung für die Theorie der Lebenserscheinungen von Jacques Loeb. gr. 8. *M* —.80
- Heft 3: Anwendung elementarer Mathematik auf biologische Probleme.** Nach Vorlesungen, gehalten an der Wiener Universität im Sommersemester 1907 von Hans Przibram. Mit 6 Figuren im Text. gr. 8. *M* 2.40
- Heft 4: Über umkehrbare Entwicklungsprozesse und ihre Bedeutung für eine Theorie der Vererbung** von Eugen Schultze. gr. 8. *M* 1.40
- Heft 5: Über die zeitlichen Eigenschaften der Entwicklungsvorgänge** von Wolfgang Ostwald. Mit 43 Figuren im Text und auf 11 Tafeln. gr. 8. *M* 2.80
- Heft 6: Über chemische Beeinflussung der Organismen durch einander.** Vortrag, gehalten am 9. Dezember 1908 in der Naturforschenden Gesellschaft zu Halle a. S. von Ernst Küster. gr. 8. *M* 1.—
- Heft 7: Der Restitutionsreiz.** Rede zur Eröffnung der Sektion für experimentelle Zoologie des 7. internationalen Zoologenkongresses zu Boston von Hans Driesch. gr. 8. *M* 1.—





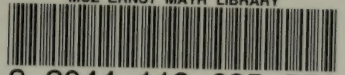








MCZ ERNST MAYR LIBRARY



## DATE DUE

~~JAN 31 1995~~

DEMCO, INC. 38-2931

